BOTANICA

Morfología de las plantas superiores

Juan J. Valla

CONTENIDO

III. COMPOSICION QUIMICA DE LAS PLANTAS

IV. CARACTERISTICAS DE LOS GRANDES GRUPOS DEL REINO VEGETAL

V. HISTOLOGIA

XI. NOCIONES DE BIOLOGIA FLORAL

XII. EMBRIOGENESIS

XIII. FRUTO

XIV. LAS SEMILLAS Y LA GERMINACION

APENDICE I.

APENDICE II.

APENDICE III.

NOTA PRELIMINAR

> Los botánicos no suelen estudiar sino una pequeña parte de su ciencia.
>
> *Alexander von Humboldt*

Este texto de morfología de las plantas comenzó a publicarse mimeografiado en la Facultad de Agronomía, de la Universidad de Buenos Aires, durante el año 1976 como una ayuda didáctica para los estudiantes de botánica. La presente versión tiene ligeras modificaciones sobre el original.

El carácter deliberadamente abreviado de este libro no debe dispensar del estudio de los textos clásicos más amplios y consagrados por el uso, cuya lectura se recomienda al final de cada capítulo.

La mayoría de los dibujos hechos para esta obra son semejantes a los que se trazan sobre un pizarrón durante el dictado de las clases, de modo que resultan "esqueletizados" en buena medida. Naturalmente, es aconsejable que el estudiante haga la mayor cantidad de observaciones posibles sobre materiales vegetales que pueda tener a su alcance, así como esmerarse en la obtención de buenas preparaciones sencillas para el microscopio, hechas por su propia mano, y la observación cuidadosa de fotomicrografías.

La mayor parte de las plantas citadas como ejemplos son especies comúnmente cultivadas o indígenas. Casi siempre se cita el nombre vulgar y el científico, aceptando muchas veces como válidos los publicados por Parodi (1959). Para mayor brevedad se ha omitido la sigla.

Cuando se enuncia una regla general se evitó mencionar muchas de las excepciones para no oscurecer el hecho central.

Para las dudas que puedan presentarse con la terminología se recomienda la consulta del *Diccionario de botánica*, de P. Font Quer (Editorial Labor, 1965). Podrá advertirse no obstante que, a veces, se utilizaron voces incorrectas (por ejemplo: *chalaza*, en lugar de la correcta *cálaza*) pero ello se debe a que en Argentina muchos botánicos las usan así, especialmente durante las clases, y la voz castiza hasta puede llegar a ser malsonante.

Agradezco a la Dra. Elena Ancíbor, en la actualidad docente en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, y al Ing. Agr. Julián Cámara Hernández por sus dibujos, la mayoría originales. También quedo reconocido por las sugerencias y correcciones que me hicieran los demás integrantes de la Cátedra de Botánica.

J. J. VALLA

Cátedra de Botánica
Facultad de Agronomía (UBA)
Primavera de 1978.

I. INTRODUCCION

Definición de la botánica

La *botánica* (gr.: *botano*: hierba) es la ciencia que se ocupa de estudiar las plantas e integra, junto con la *zoología* y la *antropología*, la *biología* o ciencia que estudia a los seres vivos.

Divisiones de la botánica

La botánica puede dividirse en dos ramas: la *botánica pura*, que estudia a las plantas desde el punto de vista teórico y la *botánica aplicada*, que considera los casos prácticos o de aplicación de los vegetales.

El conocimiento de la primera es importante para aclarar los problemas que se presentan al estudiar la botánica aplicada. La botánica pura se divide, a su vez, del siguiente modo:

1. *Parte general*: estudia los caracteres morfológicos y fisiológicos de las plantas y comprende, entre otras, a las siguientes partes:

   Morfología: estudia las formas de los órganos vegetales. La *anatomía vegetal* es el estudio de la estructura interna y la *organografía* el de la descripción del aspecto externo.
   Fisiología vegetal: estudia las funciones que se dan en las plantas.
   Genética: trata de las causas de la capacidad de reproducción y los mecanismos de la *herencia.*
   Ecología: estudia la adaptación al ambiente o las relaciones de los seres vivos con el ambiente.
   Fitopatología: considera las causas de las enfermedades de las plantas.
   Teratología: estudia las anomalías y monstruosidades que pueden aparecer en el organismo vegetal.

Dentro de este cuadro muy resumido deberían incluirse otras divisiones, tales como la *citología, embriología, palinología*, etc., que se mencionarán en este texto en el lugar oportuno.

2. *Parte especial*: se refiere a los individuos en particular y a las entidades de que forman parte (órdenes, familias, especie, etcétera). Esta parte está integrada por:

   Botánica sistemática o *taxonomía botánica*: trata del estudio de las especies conocidas y su clasificación. Se puede incluir aquí a la *paleobotánica*, que estudia la clasificación de los fósiles botánicos.
   Fitogeografía: se ocupa de la distribución geográfica de las plantas.

La *botánica aplicada* se divide en numerosas disciplinas, según sea la finalidad perseguida: *botánica agrícola, farmacéutica, forestal*, etcétera.

La clasificación esbozada tiene solamente un carácter tentativo y es presentada de modos diversos según los distintos autores que se han ocupado del tema.

En este texto solamente se trata la *morfología vegetal*, materia eminentemente *descriptiva* pero que proporciona los conocimientos indispensables para interpretar las estructuras vegetales y su funcionamiento, así como los modos de reproducción, las posibilidades de aplicación práctica, etcétera.

Según Troll, la finalidad del estudio morfológico es el esclarecimiento de las *homologías*, o sea la comprensión de los planes estructurales de las plantas y sus variaciones. Conviene aclarar el concepto de *homología*, que se usará repetidamente. Se dice de ciertos órganos que son *homólogos* cuando tienen *el mismo origen pero distinta función*. Así, un pétalo, un estambre, un catafilo de cebolla, un cotiledón, son órganos *homólogos*, ya que en todos los casos se trata de hojas modificadas.

Debe cuidarse no confundir este término con *análogo*, ya que en este caso se trata de órganos que *cumpliendo una misma función, tienen distinto origen*, como, por ejemplo, las raíces engrosadas de batata (*Ipomoea batatas*) y las papas (*Solanum tuberosum*) que pueden llegarse a confundir y, vulgarmente, se las conoce como tubérculos. No obstante, las batatas del comercio son raíces, careciendo de los nudos y yemas ("ojos") que se encuentran en las papas. Por lo tanto, las papas son *tallos* modificados, verdaderos *tubérculos*, mientras que las batatas son *raíces* tuberiformes. Ambos órganos cumplen idéntica función: almacenamiento de sustancias de reserva. Otro ejemplo que merece mencionarse es el de los bulbos de tulipán (*Tulipa gesneriana*) y los llamados "bulbos" del gladiolo (*Gladiolus communis*). Los primeros son verdaderos bulbos, ya que las sustancias de reserva se hallan en las bases de las hojas, en tanto que en el gladiolo se trata de un tubérculo, cuyas reservas están en el tallo modificado, tal como puede observarse en los cortes longitudinales de estos órganos en ambas especies. Considerando estos ejemplos puede concluirse que los "bulbos" de gladiolo y de tulipán son *análogos*, en tanto que una papa y un "bulbo" de gladiolo son *homólogos*.

Caracteres de los seres vivos

Los materiales de los seres vivientes se disponen de modo tal que cada *individuo* presenta una *forma* específica. Este ordenamiento se mantiene gracias al aporte de *energía* capaz de producir el *trabajo* indispensable para el sostenimiento de la arquitectura molecular. Considerando a los seres vivos como sistemas físico-químicos muy complejos se advertirá que, como tales, están sujetos a las leyes de la termodinámica. La continuidad de los procesos metabólicos, ya sean éstos de síntesis (anabolismo) o de degradación (catabolismo), requieren un flujo de energía. Cuando el anabolismo prevalece sobre el catabolismo se produce el *crecimiento* y, habitualmente, la *reproducción* del organismo. En el caso contrario, y cuando después de un lapso que puede ser muy variable no hay un aporte de energía que supere a las pérdidas, se produce la muerte como consecuencia de la desorganización de los sistemas moleculares.

La casi totalidad de estas reacciones químicas se localizan en el *protoplasma*, que es el contenido viviente de la célula.

En los seres vivos puede manifestarse también la *excitabilidad*, por la cual aquéllos reaccionan de manera diversa ante los estímulos externos.

Para que un objeto de la naturaleza pueda ser considerado un ser *vivo*, debe contar simultáneamente con las características de poseer cierto tipo de metabolismo, productividad y excitabilidad. Cuando estos fenómenos se consideran a escala molecular las dificultades para poner límites entre lo vivo y lo que no lo está crecen de tal modo que las definiciones se pueden volver poco claras y no agregan demasiado a la noción, aunque sea bastante subjetiva, que podemos poseer sobre lo que es un organismo vivo. Como bien dice F. W. Went "aún no se halló la línea divisoria entre una célula viva y una célula muerta".

Diferencias entre vegetales y animales

Aunque resulta sencillo establecer las diferencias entre un animal superior (vertebrado) y una planta con flores, las dificultades aparecen en los grupos inferiores de seres vivos. Puede llegar a ser dificultoso para el principiante poder ubicar en uno u otro reino a seres tales como los *flagelados*, o distinguir entre algunos *protozoarios*, ciertas *algas* unicelulares, zoosporas de algunos *hongos*, etcétera.

Si no se consideran las numerosas excepciones puede decirse que, por lo general, las plantas toman la energía de la luz solar por medio del fenómeno de la fotosíntesis. Los animales, en cambio, la obtienen de los alimentos. La clorofila absorbe radiaciones cuya energía sirve para sintetizar macromoléculas que los vegetales aprovechan directamente o emplean de nuevo como fuente energética para elaborar moléculas diferentes o más complejas. Los animales dependen enteramente de estas moléculas para su subsistencia y, por consiguiente, no puede concebirse la vida animal —y la vegetal no autótrofa— sin la existencia de las plantas verdes.

Se ha calculado que el 0,12% de la energía solar que incide sobre la tierra es aprovechada en la fotosíntesis (0,3% en tierra firme y solamente el 0,07% en los mares). En algunas regiones de Europa, los campos bien cultivados pueden llegar a utilizar el 2-3% de la energía luminosa incidente. En el caso de ciertos cultivos (por ejemplo, el maíz) y con el uso de abonos, riego, etc., el grado de aprovechamiento puede variar entre el 5 y 10%.

También es interesante destacar la importancia de la fotosíntesis en el mantenimiento de la composición de la atmósfera actual. Se ha calculado que

un haya (*Fagus*) de algo más de un centenar de años, posee unas 200.000 hojas y que su contenido total de clorofila apenas alcanza a 180 gramos. No obstante, en un día soleado, esta planta puede asimilar 9.400 litros de CO_2 y produce otros tantos de O_2, suficientes para la respiración de dos o tres personas. También produce 12 kilogramos de carbohidratos.

Se estima que, anualmente, se asimilan 27×10^{11} toneladas de CO_2 por medio de la fotosíntesis y que se producen 2×10^{11} toneladas de O_2. En el proceso se emplean también $2{,}25 \times 10^{11}$ toneladas de agua. El último dato es importante porque destaca la enorme importancia del agua en este fenómeno. Las mediciones efectuadas permiten comprobar que, en los cultivos del centro de Europa, se requieren entre 3 y 4 millones de litros de agua para producir entre 4 y 5 toneladas de granos de cereal.

El 5% del CO_2 contenido en la atmósfera (0,03%) se incluye anualmente en el proceso fotosintético, por lo que dicho gas se recicla totalmente en períodos de 20 años. El reciclado del oxígeno toma unos 13.000 años. Estos datos son los que permiten deducir que la composición de la atmósfera se mantiene estable gracias al proceso fotosintético y por el cual, como ya se advirtió, también se producen los materiales ricos en energía necesarios para el mantenimiento de todos los demás organismos alótrofos (animales y plantas sin clorofila).

La gran mayoría de las plantas autótrofas son *inmóviles* y obtienen del suelo, por medio de sus raíces, el agua y los nutrientes minerales. En la parte aérea presentan las hojas, órganos aplanados que nacen del tallo y donde se realiza principalmente la fotosíntesis. De este modo la superficie *externa* de las plantas es muy grande y este hecho permite un más eficiente intercambio de gases (CO_2, O_2, vapor de H_2O, etcétera). La mayor parte del peso seco de un vegetal proviene de elementos que fueron tomados del aire o que estaban disueltos en el agua absorbida por las raíces. En el agua del suelo se hallan numerosos iones, algunos de los cuales son indispensables para el metabolismo vegetal. Con excepción de los compuestos con nitrógeno (NO_3^- o NH_4^+), estos nutrientes minerales son absorbidos en cantidades muy pequeñas, lo que ya se demostró en el siglo pasado.

Los animales, *móviles* en su mayoría, poseen una extensa superficie *interna*, tapizando el canal digestivo, por donde se produce la absorción de los alimentos.

Otra de las diferencias entre animales y vegetales es el tipo de crecimiento. En los primeros es limitado y se detiene al alcanzarse la edad adulta. Muy pocos animales continúan creciendo, aunque sea lentamente, hasta el momento de su muerte. Los vegetales superiores, en cambio, poseen en los ápices de los tallos y raíces grupos de células juveniles (*meristemas*) capaces de continuar indefinidamente el crecimiento.

Cuando se haya adquirido una idea general sobre la gran diversidad que puede observarse en el reino vegetal, se advertirán las numerosas excepciones a las reglas generales expuestas en este capítulo.

Sinopsis de la morfología general de las plantas superiores

En este texto se pone el énfasis sobre las plantas con semilla o *espermatófitas* y, en especial, sobre las *angiospermas* (gr.: *angios*: vaso, recipiente; *spermos*: semilla; es decir, que tienen las semillas encerradas, en este caso en el ovario transformado).

Las *espermatófitas* (más de 250.000 especies), junto con las *pteridofitas* (gr.: *pteris*: una especie de helecho; *phyton*: planta), que incluyen algo más de 10.000 especies, principalmente helechos, son *cormofitas*. El *cormo* es el cuerpo de estas plantas y está formado por la *raíz* y el *vástago*. En este último pueden distinguirse el *tallo* y las *hojas*. Como se verá luego, las flores y los frutos se consideran generalmente vástagos modificados.

Al estudiarse la ontogenia del cuerpo vegetal se verá que todas las células y tejidos derivan de la *ovocélula* o *cigoto* (gr.: *zigos*: pareja, yugo), resultante de la unión de gametos (gr.: *gametes*: marido) de cada sexo. La multiplicación celular del cigoto produce el embrión, y éste la planta adulta, aunque el estado embrionario no se abandona por completo permaneciendo ciertos tejidos, los *meristemas* (gr.: *meros*: dividir), siempre juveniles. Los *meristemas* ubicados en los ápices —radicales o caulinares— son los encargados de producir el crecimiento *primario*. Luego, en muchos casos, suelen aparecer meristemas *secundarios* encargados del crecimiento en grosor, así como otros tipos de meristemas que cumplen otras funciones (meristemas *intercalares*, de *cicatrización*, etcétera).

Organización externa

Aún el embrión joven ya está algo diferenciado, comúnmente antes de la madurez de la semilla (fig. 1). La figura 2 muestra muy esquemáticamente el

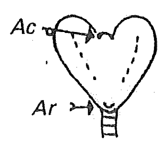


Figura 1. Embrión joven. Referencias: *Ac*, ápice caulinar; *Ar*, ápice radical. (En líneas de puntos se han señalado las bandas procambiales.)

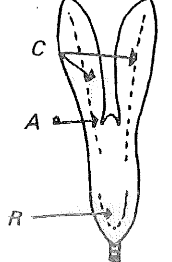


Figura 2. Embrión maduro. Referencias: *C*, cotiledones; *A* ápice caulinar; *R*, radícula.

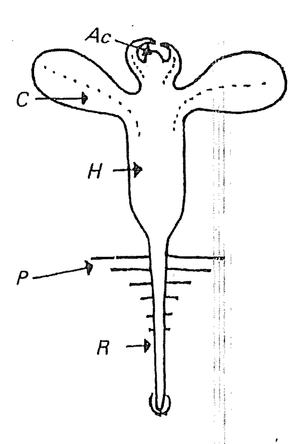


Figura 3. Plántula. Referencias: *Ac*, ápice caulinar; *C*, cotiledones; *H*, hipocótilo; *P*, pelos radicales; *R*, raíz embrional.

estado alcanzado luego de la madurez de la misma. Cuando la semilla germina origina una plántula (fig. 3), donde ya puede verse la raíz primaria, producida por la radícula, con su sistema de absorción (pelos radicales). Los cotiledones (primer par de hojas embrionales) se insertan en el tallo en el llamado *nudo cotiledonar*. En la parte opuesta a la raíz se observa una yema terminal donde se están formando las futuras hojas de la planta (*ápice caulinar*). La región de transición entre la raíz y el tallo es el *cuello de la raíz*. La figura 4 es la representación esquemática de la misma planta en un estado más avanzado de crecimiento. Puede observarse que la raíz primaria ya presenta ramificaciones (raíces laterales). La porción de tallo comprendida entre el cuello de la raíz y el nudo cotiledonar se llama *hipocótilo*. El entrenudo comprendido entre el nudo cotiledonar y el que corresponde a la primera hoja subsiguiente se llama *epicótilo*. Al comparar las figuras resulta evidente que el tallo y las hojas fueron producidos por la actividad de la yema terminal de la figura 3. A las hojas juveniles, que por su forma pueden ser distintas a las que aparecerán luego, se las llama *protofilos* (gr.: *protos*: primero; *phyllon*: hoja). A las hojas adultas, normales, se las llama *nomofilos* (gr.: *nomos*: legítimo, normal). En esta figura puede observarse que en la axila de cada hoja se presenta una yema (*yema axilar*) en un todo semejante por su estructura a la yema ubicada en el ápice. Estas yemas axilares serán las encargadas de producir las ramificaciones del tallo.

Cuando la planta alcanza el estado reproductivo produce las flores. En el esquema de la figura 5 se dibujó un tallo que remata en flor. Puede observarse la existencia de hojas modificadas que acompañan y protegen a la flor durante su formación: los *hipsofilos* o *brácteas* (gr.: *hipsos*: cima, ápice).

La *flor* puede definirse como el extremo de un tallo de crecimiento definido —al que se llama *receptáculo*— sobre el cual se insertan hojas modificadas: los *antofilos* (gr.: *anthos*: flor).

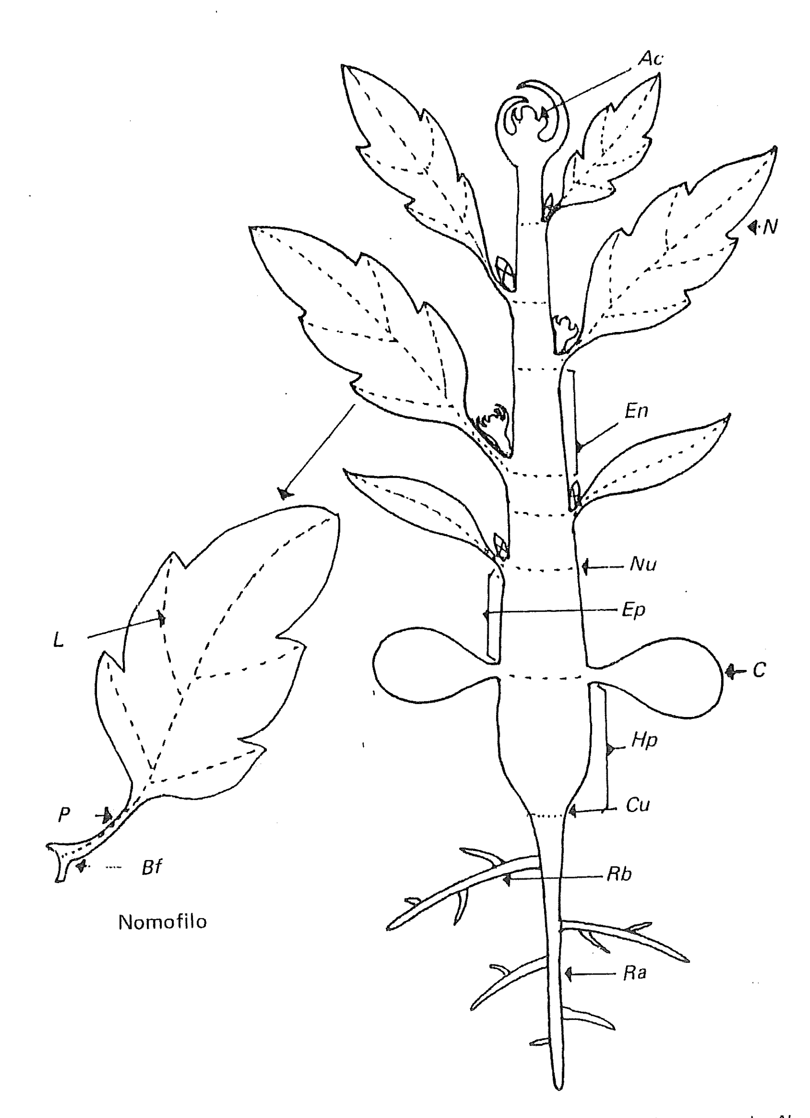


Figura 4. Planta joven. Referencias: *Ac*, ápice caulinar; *N*, nomofilo; *En*, entrenudo; *Nu*, nudo; *Ep*, epicótilo; *C*, cotiledones; *Hp*, hipocótilo; *Cu*, cuello de la raíz; *Ra*, raíz de primer orden; *Rb*, raíz de segundo orden. Nomofilo: *L*, lámina; *P*, pecíolo; *Bf*, base foliar.

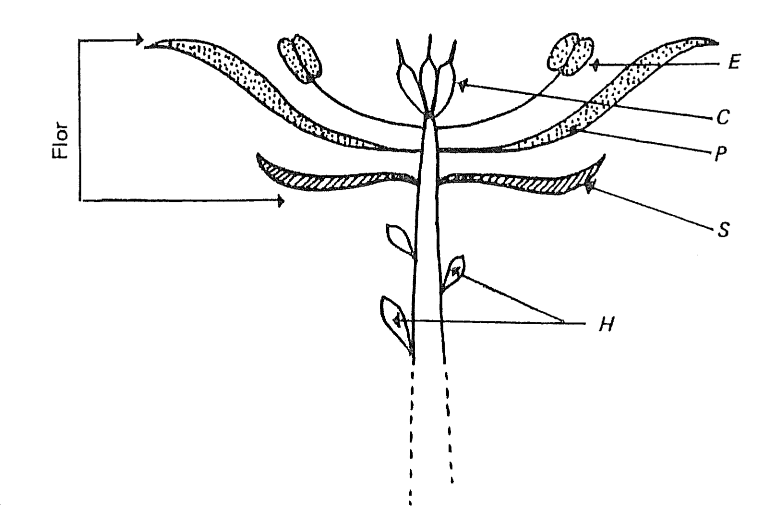


Figura 5. Esquema de una flor. Referencias: *E*, estambres; *C*, carpelos; *P*, pétalos; *S*, sépalos; *H*, hipsofilos.

En la mayoría de las plantas superiores los antofilos se disponen en verticilos o ciclos. Estos verticilos son: el *cáliz*, formado por los **sépalos**; la *corola*, por los *pétalos*; el *androceo*, por los *estambres* y el *gineceo*, por los *carpelos*. El *cáliz* es normalmente de color verde y protege tempranamente a los demás verticilos. La *corola*, generalmente de colores llamativos, es un órgano de atracción. El *androceo* (gr.: *andros*: hombre; *oicos*: casa) es el conjunto de los órganos masculinos de la flor, productor del *polen*. El *gineceo* (gr.: sala destinada a las damas) es el conjunto de los órganos femeninos de la flor, productor de los *óvulos* que, una vez fecundados y maduros, se convertirán en *semillas*. A su vez, el *gineceo* —y a menudo otras partes de la flor— se transformarán en el *fruto* luego de la fecundación.

Organización interna

El cuerpo de las plantas resulta de la asociación de *células*, que son las unidades funcionales y estructurales de los seres vivientes. Un *tejido* resulta de la reunión de cierto tipo de células —a veces de distintos tipos— para cumplir con una o más funciones determinadas. Dicho de otro modo, un *tejido* está constituido por un conjunto de células interconectadas y que cumplen con una función especial.

En un vegetal superior (cormofitas) pueden distinguirse tres sistemas prin-

cipales de tejidos: de *protección, fundamentales* y *vasculares*. Esta subdivisión se debe a J. Sachs, botánico del siglo XIX.

Los tejidos de *protección*, que recubren a todos los demás, pueden ser diferentes: la *epidermis*, que también puede recibir otros nombres según el órgano en que se halle, es la cobertura habitual del cuerpo primario del vegetal. Cuando se produce crecimiento secundario es normalmente reemplazada por la *peridermis*, cuyo origen, como se verá más adelante, es distinto al de la epidermis.

Los tejidos fundamentales constituyen un sistema continuo y están conformados principalmente por los diversos tipos de *parénquimas* (gr.: carne de las vísceras), a los que se asocian los tejidos de *sostén*. Estos últimos pueden estar constituidos por células vivas: *colénquima* (gr.: goma, cola; por la facilidad con que las paredes celulares se hinchan al hidratarse) o muertas: *esclerénquima* (gr.: *escleros*: duro). Este último, que es el más importante, está formado por células casi siempre muertas a su madurez y que poseen gruesas paredes, muy duras y resistentes.

Los tejidos *vasculares* o *conductores* son los encargados del transporte de líquidos por todo el cuerpo vegetal. En ellos se distinguen el *xilema* (gr.: *xylos*: lignificarse) que conduce el agua y las sales minerales disueltas que fueron absorbidas por las raíces (savia bruta) y el *floema* (gr.: *floeos*: yema de la corteza, propio de la corteza), por donde se traslocan las sustancias producidas por el metabolismo (savia elaborada). Estos tejidos son complejos y, a menudo, están asociados con otros (parenquimáticos y de sostén).

El tejido conductor se halla ubicado dentro de los tejidos fundamentales de manera diversa según los distintos órganos de las plantas (raíz, tallo, etcétera). En muchos casos, estos patrones de distribución permiten reconocer distintos grupos taxonómicos: un buen ejemplo puede verse en los cortes de tallos con estructura primaria de plantas *monocotiledóneas* y *dicotiledóneas*, en los cuales la distribución particular de los tejidos vasculares permite distinguir de inmediato ambos taxones (véase: pág. 165, fig. 91).

II. CITOLOGIA

La *célula*, como se la definió antes, es la unidad estructural y funcional de los seres vivos. El término, derivado del latín *cella*: celdilla de los panales de abejas, fue acuñado por Robert Hooke, en 1667, al examinar cortes de un corcho de botella. El concepto moderno, que ya no considera a las células como espacios llenos de aire o agua, no apareció hasta mediados del siglo XIX, cuando H. von Mohl introdujo el término *protoplasma* para designar a la parte viviente de la célula.

La *célula vegetal* se compone de *citoplasma*, con numerosos orgánulos diferentes, y *núcleo*. Estas partes están contenidas por la *pared celular*, que es la que forma la "celda". La presencia de la *pared celular* distingue a la célula vegetal de la animal, que carece de ella. Sólo existen muy pocas excepciones donde se pueden observar células vegetales cuyo protoplasma es desnudo.

Todos los seres vivientes están formados por células: los más sencillos por una sola (bacterias, algas y hongos unicelulares, protozoarios); los más complicados por numerosísimas células que puede presentar formas muy diversas. Se estimó que un hombre, al igual que un árbol grande, está formado, aproximadamente, por cerca de 6×10^{13} células (160 billones!).

El tamaño de la célula es muy variable y para estudiarlo se necesita el microscopio, aunque algunas células pueden observarse a simple vista. En citología se emplea frecuentemente como unidad de medida el micrometro (μm)[1], equivalente a la milésima parte del milímetro. El ojo humano normal tiene un poder de resolución de 100 μm (0,1 mm): dos puntos que estén separados por una distancia inferior a ésta se ven como si fuese uno. El poder de resolución de los mejores microscopios ópticos disponibles llega a 0,2 μm. Algunas bacterias muy pequeñas (*cocáceas*) llegan a esta medida y son, por lo tanto, apenas discernibles con el microscopio.

La estructura celular fina recién pudo ser estudiada al inventarse el microscopio electrónico, cuyo poder de resolución llega a 0,005 μm o aún algo más.

El tamaño medio de las células de los tejidos vegetales varía entre 20 y 100 μm. Algunas fibras, como las del ramio (*Bohemeria nivea*) pueden medir entre 20 y 50 cm y ciertas células que contienen el látex en muchas plantas

---

[1] El *micrómetro* (μm), medida correspondiente al sistema CGS, es equivalente al micrón (μ) que se usaba anteriormente. El *nanómetro* (nm) es la milésima parte del micrómetro. Equivale, aproximadamente a 10 Å.

(*laticíferos*) pueden medir más de un metro.

Para que se tenga una idea de su magnitud, y aunque no son células, se pueden mencionar las medidas de ciertos *virus*: el de la gripe mide 120 nm y el de la fiebre aftosa 10 nm. Comparado con una molécula de glucosa, que mide 0,7 nm, este último virus es, por lo menos, catorce veces más largo.

Protoplasma

Modernamente este término comprende al *citoplasma*, con sus inclusiones, y al *núcleo celular*. El citoplasma es una masa *coloidal*, químicamente muy compleja, cuyo componente principal es el agua (entre 50 y 95%) pero donde hay, además, proteínas, lípidos, hidratos de carbono y otras sustancias orgánicas, sales minerales, iones diversos, etcétera. Ciertas proteínas y lípidos contribuyen a formar un sistema de membranas que atraviesan todo el citoplasma y también la membrana que lo limita exteriormente, contra la pared celular.

Estas membranas biológicas, cuyo conocimiento detallado no está del todo aclarado y es motivo de discusión, reciben distintos nombres según el lugar que ocupan en la célula. La membrana que limita exteriormente al citoplasma se llama *plasmalema*; la que rodea al núcleo se denomina *carioteca* o *membrana nuclear*. Como se ha dicho, el citoplasma está ocupado por un sistema de tales membranas —el *retículo endoplasmático*— que es el asiento de importantes fenómenos biológicos así como un vehículo de circulación de sustancias. También la mayoría de las inclusiones u orgánulos celulares están limitadas por membranas propias que, a veces, reciben un nombre particular. El *retículo endoplasmático* parece intervenir en la biogénesis de las membranas biológicas de los demás orgánulos celulares.

Se supone que casi todas las membranas biológicas poseen enzimas ubicadas sobre su superficie y algunas de estas enzimas sólo actúan cuando están asociadas a una membrana biológica. Por este motivo, muchas reacciones metabólicas se hallan íntimamente asociadas con las membranas.

Las membranas biológicas están constituidas por proteínas y lípidos. Las sustancias lipídicas (fosfolípidos, glucolípidos, sulfolípidos, etc.) pueden constituir entre el 20 y 50% del peso seco de las membranas. El mayor porcentaje en peso seco corresponde a las proteínas, entre las cuales se distinguen las *periféricas*, cuyas propiedades las hacen semejantes a las proteínas solubles, y las *integrales*, que sólo son solubilizadas por detergentes y otras sustancias capaces de desnaturalizarlas. En proporción, hay más proteínas integrales que periféricas.

En estas estructuras, los lípidos y las proteínas interaccionan física y químicamente. Se propusieron diversos modelos de membranas para explicar las propiedades que éstas presentan.

En el esquema de la figura 6 *a* las líneas en zig-zag representan las proteínas, y los pequeños círculos con dos colas, a las sustancias lipídicas. Como se

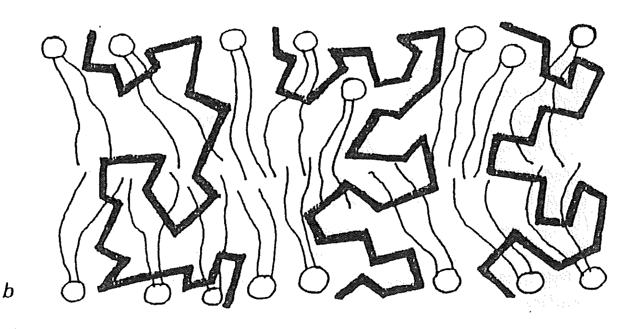


Figura 6. Modelos de membranas plasmáticas: (Línea gruesa: proteínas; línea delgada: lípidos) *a*, modelo de la doble capa de lípidos; *b*, modelo de la capa lipoproteica única.

sabe, un lípido resulta de la combinación de cierto tipo de alcohol con ácidos grasos (esterificación). En este caso, el alcohol es la glicerina (propanotriol) y los ácidos grasos poseen cadenas carbonadas largas. Como la glicerina es un trialcohol, se verá que en el esquema sólo se representaron como dos "colas" otros tantos ácidos grasos, ya que el tercero se halla esterificado a su vez con ácido fosfórico y una base orgánica nitrogenada y entonces, para simplificar, no se lo representa.

Se han propuesto otros modelos de membranas. En el de la figura 6 *b* las proteínas y los lípidos están íntimamente asociados, hallándose estos últimos en la parte externa de la membrana en tanto que las proteínas se encuentran "intercaladas". En otros modelos las dos capas de lípidos se asocian a proteínas globulares.

En las fotografías tomadas con el microscopio electrónico las membranas se ven como dos líneas oscuras separadas por un espacio claro. El espesor de las membranas es, aproximadamente, de 100 Å (0,01 μm), lo que significa que deberían apilarse por lo menos una veintena de ellas para poderlas empezar a discernir con el microscopio común.

Se formularon muchas teorías para explicar el origen de estas membranas, pero continúa siendo un tema de discusión.

Las membranas pueden crecer rápidamente por incorporación de nuevos materiales y poseen permeabilidad selectiva, permitiendo el pasaje de ciertas sustancias e impidiendo el de otras. En ciertas circunstancias, se comportan como semipermeables, dejando pasar el solvente (agua) pero no los solutos. Esta propiedad permite explicar los fenómenos de turgencia y plasmólisis de las células. También puede observarse el fenómeno de *pinocitosis*; consiste en la incorporación de partículas líquidas que son englobadas por las membranas biológicas.

Citoplasma

En las células jóvenes, no vacuolizadas (ver *vacúolo*, más adelante), el citoplasma ocupa, junto con el núcleo, la cavidad celular. Su límite exterior es el *plasmalema*, normalmente adosado a la pared celular, y que se comunica, por medio del retículo endoplasmático, con la membrana nuclear (fig. 7). En el *plasmalema* se observan partículas globulares de 80 a 130 Å de diámetro adheridas a ambas caras del mismo y se ha sugerido que estas partículas podrían intervenir en la síntesis de las microfibrillas de la pared celular (ver: *Pared celular*, más adelante).

Las sustancias que atraviesan el plasmalema pueden hacerlo por *difusión* o mediante *transporte activo*, es decir, con gasto de energía y en contra del gradiente de concentración.

Observado al microscopio óptico, el citoplasma tiene apariencia homogénea, transparente, clara, o puede presentar granulaciones. A veces pueden distinguirse dos regiones: una, próxima al *plasmalema*, resulta la más clara (*ectoplasma* o *hialoplasma*). Más hacia el interior, la granulación aumenta y el citoplasma no resulta tan homogéneo. Esta región se llama *endoplasma* o *polioplasma* (gr.: *polios*: gris).

En esta última región puede observarse al microscopio, y en ciertas células vivas, una corriente citoplasmática que se pone en evidencia al ser arrastrados por ella los orgánulos incluidos en el citoplasma. Este fenómeno recibe el nombre de *ciclosis* y, aunque se propusieron varias hipótesis para explicarlo, todavía se desconoce la causa última que lo provoca.

El *retículo endoplasmático* sólo puede observarse con el microscopio electrónico y, como se dijo, forma un sistema continuo de finas membranas dobles que, de tanto en tanto, forman *cisternas* de 100 a 500 Å. Algunos autores creen que estas cisternas serían las precursoras de vacúolos. En ciertas regiones, el retículo tiene adheridos pequeños orgánulos (*ribosomas*) y por el aspecto que presenta, se lo llama *retículo endoplasmático rugoso*. A veces carece de ellos y se lo denomina *retículo endoplasmático liso*. Los *ribosomas*, que también pueden estar libres en el citoplasma y el núcleo, son muy importantes ya que en ellos se realiza la síntesis de proteínas.

La vinculación del retículo endoplasmático con el núcleo es evidente en

las fotografías electrónicas. Además, las células que no poseen núcleo diferenciado carecen de retículo endoplasmático (*bacterias, cianofíceas*, glóbulos rojos maduros de la sangre de los mamíferos).

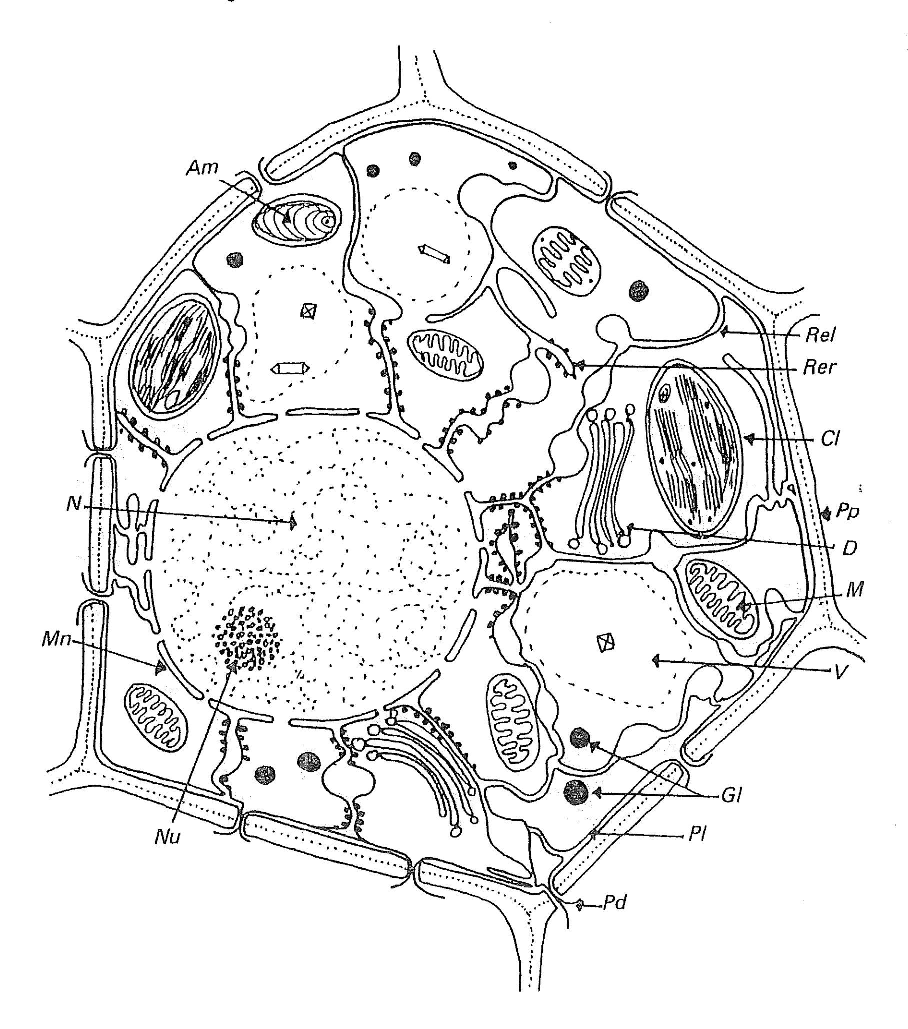


Figura 7. Esquema de una célula vegetal joven. Referencias: *Rel*, retículo endoplasmático liso; *Rer*, retículo endoplasmático rugoso; *Cl*, cloroplasto; *Pp*, pared celular primaria; *D*, dictiosoma; *M*, mitocondria; *V*, vacúolo; *Gl*, gotas de lípidos; *Pl*, plasmalema; *Pd*, plasmodesmo; *Nu*, nucléolo; *Mn*, membrana nuclear o carioteca; *N*, núcleo; *Am*, amiloplasto.

Vacúolos

En el citoplasma de las células vegetales y después de la etapa juvenil, aparecen en el citoplasma pequeñas vesículas (*vacúolos*) rodeadas de una membrana llamada *tonoplasto*. Se sugirió que estas vesículas se formarían a partir del retículo endoplasmático, desprendiéndose de él y aumentando de tamaño, para luego, por un proceso de coalescencia, confluir dando vesículas mayores. Esta hipótesis se apoya en el hecho de que ciertas enzimas del retículo endoplasmático se hallan en el *tonoplasto*. También parece ser que las vesículas del *dictiosoma* (ver más adelante) pueden ser incorporadas a los *vacuolos* mediante un proceso parecido a la fagocitosis y aún que los *vacuolos* se puedan formar a partir del *dictiosoma*.

El contenido de los *vacúolos* se llama *jugo celular* y el conjunto de los vacúolos se denomina *vacuoma*. El agua es la sustancia más abundante del jugo celular. Los vacúolos se pueden teñir con los colorantes vitales, es decir, aquellos que no matan a la célula, como el rojo neutro.

A medida que la célula alcanza el estado adulto, los *vacúolos* se van uniendo entre sí hasta formar un *vacúolo* único que puede llegar a ocupar hasta el 90% o más del lumen celular. De este modo, el citoplasma es desplazado hacia la periferia de la célula. El *núcleo* puede seguir ocupando una posición más o menos central o también puede ser desplazado hacia las vecindades de la pared celular. Muchas veces se observan finos cordones citoplasmáticos, limitados por el tonoplasto, constituyendo una especie de redecilla que contiene al citoplasma y al núcleo. A esta figura se la llama *red citoplásmica*, lo que no debe confundirse con el *retículo endoplasmático*. Solamente en las células muy vacuolizadas se puede observar la red citoplásmica (figs. 7 y 8).

Aunque son la excepción, algunas células jóvenes están muy vacuolizadas (por ejemplo, las del *cámbium*) y en las células meristemáticas apicales los *vacúolos*, muy numerosos y pequeños, pueden dar un aspecto espumoso al citoplasma.

Las funciones del *vacúolo* son muy importantes y se piensa que el fenómeno de la vacuolización permitió a los vegetales ocupar la tierra firme al poder contar las células con un generoso depósito de agua. Esta reserva hídrica contribuye, además, a regular las presiones osmótica y de turgencia. También constituye el vacúolo un sitio reservante de sustancias solubles en agua. Se almacenan hidratos de carbono (*glucosa* y *fructosa* entre los monosacáridos; disacáridos como la *sacarosa* o azúcar de caña, polisacáridos solubles como la *inulina*); *sales de ácidos inorgánicos* (nitratos, sulfatos, fosfatos y cloruros de sodio, potasio o magnesio); *sales de ácidos orgánicos* (citratos, malatos, oxalatos, tartratos de calcio, amonio, etc.); *mucílagos* en los cactus y otras plantas suculentas; *aminoácidos y proteínas* (aleurona en los granos de trigo, *Triticum*, etc.); *grasas y aceites* en muchos frutos y semillas; *alcaloides, glucósidos* y *taninos*; algunos pigmentos solubles (*antocíanos* o *antocianinas*); *látex*, en muchas plantas; compuestos *fenólicos*; etcétera. Algunas sales muy poco solubles están en estado de cristal (oxalato o carbonato de calcio) formando

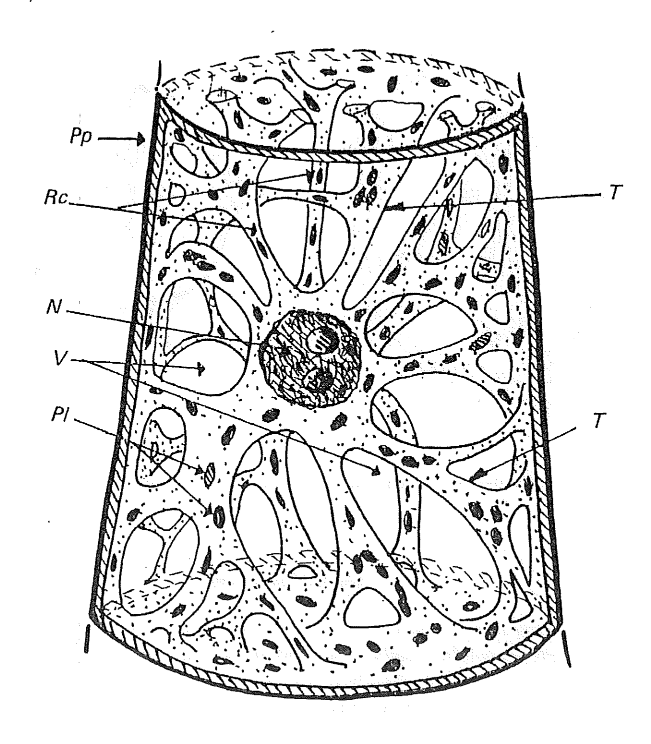


Figura 8. Célula adulta muy vacuolizada (Pelo foliar de zapallo: *Cucurbita maxima*). Referencias: *Pp*, pared celular primaria; *Rc*, red citoplásmica; *N*, núcleo; *V*, vacúolo; *Pl*, plástidos; *T*, tonoplasto.

paquetes cristalinos (*rafidios* y *drusas*, ver fig. 9).

Todas las sustancias mencionadas se examinarán brevemente, desde el punto de vista químico, en el capítulo III.

Algunos fenómenos, como la senescencia (envejecimiento) y lisis celular, parecen estar relacionados con la ruptura del tonoplasto y la subsiguiente entrada al citoplasma de enzimas proteolíticas e hidrolíticas que se hallarían en el *vacúolo* y que terminarían afectando al núcleo celular y provocando su desorganización. Este fenómeno de ruptura del tonoplasto y la posterior autólisis celular fue observado luego del tratamiento con el herbicida *Paraquat*.

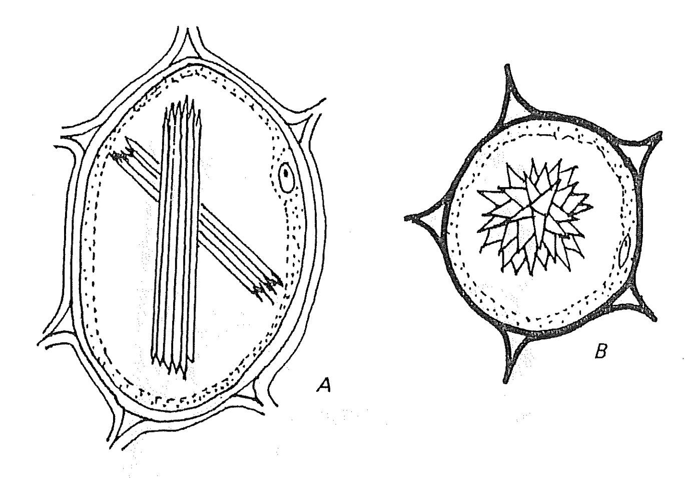


Figura 9. Cristales en las células: *A*, rafidios; *B*, drusas de oxalato de calcio.

Orgánulos celulares

Los orgánulos celulares son inclusiones del citoplasma que poseen función propia. En la célula vegetal los orgánulos más importantes son los *plastidios, mitocondrias, esferosomas, dictiosomas, ribosomas, lisosomas*, etcétera. A menudo se descubren nuevos orgánulos y, a veces, la terminología para designarlos puede volverser confusa al recibir un mismo orgánulo distintos nombres. En este texto se describirán los más importantes de manera sencilla. Mayores detalles pueden hallarse en la literatura mencionada al final de este capítulo.

Plastidios o plástidos

Son orgánulos citoplasmáticos típicos de los vegetales, aunque faltan en las *bacterias, cianofíceas* y *hongos*. Son visibles con el microscopio óptico y están rodeados por una membrana plasmática. Se originan por autoduplicación o a partir de proplastidios, que también se autoduplican. Los *plastidios* se clasifican según su color o su contenido. Por el *color* se distinguen los *leucoplastos*, blancos o incoloros; *cloroplastos*, verdes por la presencia de clorofila y los *cromoplastos*, de color distinto del verde: rojos anaranjados o amarillos. Cualquiera de estos plastidios puede transformarse en otro por la pérdida o adquisición de un pigmento. Así, en un tomate verde los cloroplastos se transforman en cromoplastos durante la maduración y adquieren color rojo y los

cloroplastos de una hoja mantenida largo tiempo en la oscuridad pierden su color, transformándose en leucoplastos.

Por el contenido, se distinguen los plastidios fotosintéticos o *cloroplastos* en los que, a veces, la clorofila está enmascarada por otros pigmentos. Los plastidios que contienen el pigmento no fotosintético *caroteno* se llaman *cromoplastos*. Los plastidios *incoloros* se llaman *amiloplastos* si contienen almidón; *proteinoplastos* si tienen proteínas y *elaioplastos* cuando almacenan aceites.

Cloroplastos

Son los plástidos portadores de los pigmentos fotosintéticos (clorofilas), asociadas generalmente con carotenoides. En las algas *feofíceas* la clorofila está enmascarada por un carotenoide pardo, la *fucoxantina* y el plástido se llama entonces *feoplasto*. En las *rodofíceas* o algas rojas, existen, junto a la clorofila, *ficoeritrina* roja, *ficocianina* azul y carotenoides rojos. Estos orgánulos se llaman *rodoplastos*.

Los cloroplastos de las plantas superiores son numerosos, pequeños (4 a 8 µm), de forma lenticular y con una superficie relativamente grande en relación con su volumen. Se pueden contar unos 400.000 cloroplastos por milímetro cuadrado en las hojas del ricino (*Ricinus communis*).

En los grupos vegetales inferiores los cloroplastos suelen tener formas muy variadas: acopados, helicoidales, estrellados, ramificados. En estas plantas el número de cloroplastos por cada célula varía entre uno y unos pocos y son de tamaño grande. La evolución condujo, en las plantas superiores, a números elevados de cloroplastos en cada célula, siendo éstos pequeños y de forma más o menos lenticular.

El estudio de la composición química de los cloroplastos brinda, en pro-

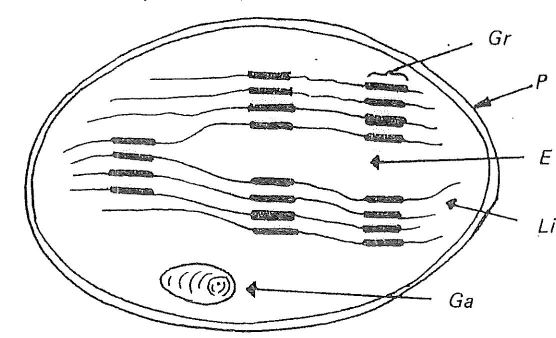


Figura 10. Estructura de un cloroplasto (muy esquemático). Referencias: *Gr*, grana; *P*, peristromio; *E*, estroma; *Li*, laminilla intergrana; *Ga*, grano de almidón.

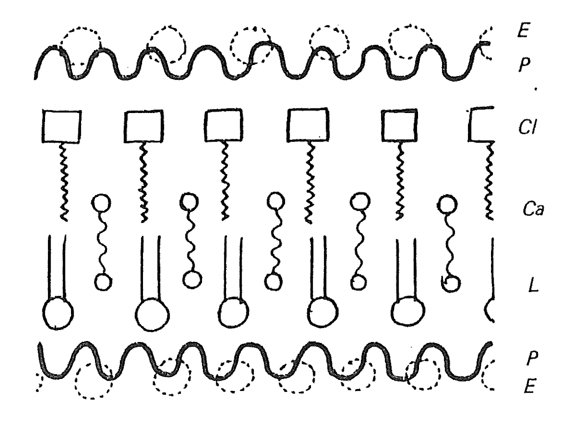


Figura 11. Estructura de la laminilla de un cloroplasto (según Calvin y Hodge). Referencias: *E*, enzimas; *P*, proteínas; *Cl*, clorofila; *Ca*, carotenoides; *L*, lípidos.

medio, estos resultados: proteínas, 50%; lípidos, 35%; pigmentos, 5 a 10%. La diferencia para llegar a 100% se completa con ARN, ADN y almidón (*almidón de asimilación*).

Los cloroplastos poseen cierto grado de autonomía genética y metabólica, al punto que se ha dicho que parecen ser organismos simbiontes con las plantas verdes. Su función es la de convertir la energía electromagnética de la luz en energía química contenida en moléculas orgánicas (fotosíntesis).

La figura 10 es una representación esquemática de un cloroplasto de una planta superior. El límite exterior del cloroplasto es una membrana biológica llamada *peristromio*. El mayor volumen está ocupado por un *estroma* casi incoloro dentro del cual se disponen membranas biológicas que llevan los pigmentos dispuestos como se indica en la figura 11. Conviene advertir que este esquema es solamente uno de los propuestos para explicar la ubicación de las distintas sustancias que forman estas membranas. Las membranas parecen concentrarse en ciertas regiones formando *grana* que miden entre 0,3 y 0,7 μm, presentando el cloroplasto un aspecto granuloso. Los cloroplastos de las hojas del tabaco (*Nicotiana tabacum*) tienen entre 40 y 80 *grana*. En las laminillas de los *grana* pueden observarse unos corpúsculos (*cuantosomas*) que parecen ser las unidades fisiológicas del proceso fotosintético.

El examen de los *grana* con el microscopio electrónico revela que cada uno está formado por cierto número de discos finos (de 20 a 100) apilados como monedas. Cada una de las "monedas" está formada por dos membranas, entre las cuales se interpone otra membrana doble (fig. 12).

No todos los cloroplastos presentan esta estructura, ya que algunos tienen

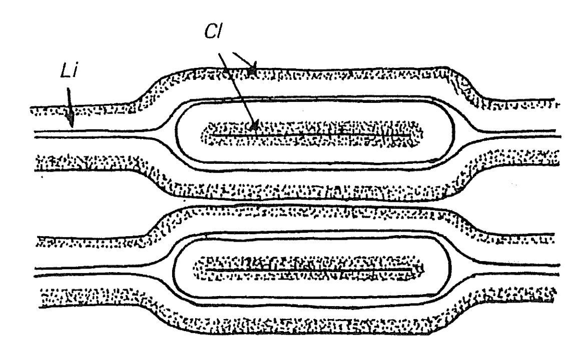


Figura 12. Disposición probable de las laminillas en los grana Referencias: *Cl*, clorofila; *Li*, laminilla intergrana. Obsérvese que entre dos laminillas se interpone otra laminilla plegada. Compárese con la figura 10.

estructura laminar homogénea (sin *grana*).

Las *bacterias* fotosintéticas y las *cianofíceas* no tienen cloroplastos y los pigmentos se ubican en *cromatóforos*, especies de proplastidios ubicados en la periferia del citoplasma. En las algas los cloroplastos poseen regiones ricas en proteínas (*pirenoides*), posiblemente relacionados con el depósito de almidón.

La herencia de los cloroplastos se realiza por vía materna y los proplastidios originales se hallan en la oosfera pero no en el polen (ver *Fecundación*).

Clorofila

La clorofila es un pigmento liposoluble o soluble en solventes orgánicos. Se lo puede extraer machacando hojas verdes con alcohol o acetona (clorofila bruta). Esta contiene, además, caroteno y xantofila (que es un caroteno oxidado). Si a la solución anterior se agrega bencina y se agita, al dejarla en reposo se separan dos capas: en la capa alcohólica queda la xantofila y el resto pasa a la capa de bencina.

La clorofila *a* está formada por un sistema en anillo de cuatro grupos pirrólicos (porfirina) que encierran un átomo de magnesio. En uno de los grupos pirrólicos hay un anillo de cinco átomos de carbono, esterificado con alcohol metílico. Hay también, en otro grupo pirrólico, una larga cadena de un alcohol de 20 carbonos (fitol). Se conocen varias clorofilas que se distinguen entre sí por ligeras modificaciones moleculares. Esta estructura se parece mucho a la de la hemoglobina de la sangre, pero en ésta el magnesio es reemplazado por un átomo de hierro.

La clorofila es destruida fácilmente por los ácidos, inclusive por el del jugo celular, dando una *feofitina*, de color castaño, parcialmente responsable de los colores otoñales de las hojas.

La clorofila se forma por acción de la luz. En una plántula criada en la oscuridad el color es amarillo o blanco, existiendo en ella la protoclorofila, que pasa a clorofila al iluminar la plántula. Por ello, los brotes subterráneos de muchas plantas (espárrago: *Asparagus officinalis*; papa: *Solanum tuberosum*) verdean rápidamente al alcanzar la superficie y también, como el fenómeno es reversible, se blanquean varias hortalizas cuando se les arrima tierra o se las envuelve con arpilleras o telas oscuras de material plástico. Con esta técnica se blanquean, entre otras hortalizas, el apio (*Apium graveolens*), la escarola (*Cichorium endivia*), el cardo (*Cynara cardunculus*), etcétera.

La clorofila aislada presenta el fenómeno de fluorescencia, siendo de color verde con luz transmitida y rojo sangre la radiación emitida por fluorescencia. El espectro de absorción de la clorofila muestra un pico elevado en la región azul-violeta y otro menor en el rojo. Esto significa que casi no absorbe radiaciones luminosas en la región correspondiente al verde, y a este hecho debe el color que presenta.

Funciones del cloroplasto

La fotosíntesis es la producción de carbohidratos a partir del agua y anhídrido carbónico en presencia de la luz y de la clorofila. La reacción ocurre en dos series de pasos. En la primera serie (fotólisis) se rompen 2 moléculas de H_2O dando O_2 y 4 H^+ (protones). En la segunda serie, que no requiere luz, se produce la fijación del CO_2 por reducción con el H^+ producido en la primera reacción. Luego de una larga serie de pasos se llega a la producción de un monosacárido, típicamente una hexosa. En su forma más simple la reacción sería:

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Esta reacción es endotérmica y absorbe 674 calorías, que quedan almacenadas en la molécula de glucosa. Como puede verse, esta reacción produce oxígeno, que se incorpora a la atmósfera.

En las plantas superiores, la asimilación de CO_2 puede hacerse por vías diferentes. La más común es la conocida como "ciclo de Calvin" o de carbono 3 (C_3), en la cual una molécula de CO_2 y un compuesto orgánico fosforado de cinco átomos de carbono (ribulosa-di-fosfato) se unen para dar dos moléculas con tres átomos de carbono cada una (3-fosfoglicerato), que luego de una serie de reacciones que involucran aporte de energía, terminan produciendo una molécula con seis átomos de carbono. El compuesto original de cinco átomos de carbono se regenera para cerrar el ciclo. Para que esto suceda se requiere que de cada 12 moléculas del 3-fosfoglicerato se utilicen 10 para regenerar dicho compuesto, en tanto que dos moléculas de hexosas salen del

ciclo como producto final de la fotosíntesis.

En ciertas plantas, en especial *gramíneas* tropicales y subtropicales, y en algunas *dicotiledóneas* de ambientes cálidos y secos o de lugares con suelos salinos, el primer producto de la fotosíntesis es un ácido con cuatro átomos de carbono (plantas C_4), que luego es descarboxilado de modo distinto según las especies, dando de nuevo CO_2 y un compuesto de tres átomos de carbono. Este CO_2 es el que entra el ciclo de Calvin, ya descrito, en tanto que el compuesto de tres átomos de carbono vuelve a unirse a otra molécula de CO_2 atmosférico. Las plantas de este tipo tienen un alto rendimiento fotosintético (hasta un 30 a 40% mayor que las de C_3), ya que pueden mantener el proceso con muy bajas concentraciones de CO_2 en el aire, son muy eficientes en el uso del agua y muestran poca o ninguna fotorrespiración, es decir, no respiran o lo hacen en muy escasa proporción durante el período luminoso. En las plantas C_3 puede perderse por fotorrespiración entre un 20 y 40% del CO_2 recién fijado.

Las plantas de C_4 tienen características anatómicas especiales (ver: anatomía de la hoja) y han despertado gran interés por las posibilidades económicas derivadas de su alto rendimiento fotosintético en condiciones climáticas particulares. Muchas familias de plantas poseen representantes con estas características: *gramíneas, ciperáceas, quenopodiáceas, zigofiláceas, amarantáceas, borragináceas*, etcétera.

Se conoce también otro grupo de especies en que el CO_2 se absorbe durante la noche, ya que estas plantas mantienen sus estomas cerrados durante el día evitando así la pérdida de agua. En el período oscuro forman malatos (sales del ácido málico, de 4 átomos de carbono) que luego se descomponen durante el período luminoso dando de nuevo CO_2. Este CO_2 así formado entra de inmediato en el ciclo de Calvin. Esta vía es común en muchas plantas carnosas de lugares desérticos, cálidos y soleados. Estas especies integran el grupo de las que poseen el llamado "metabolismo ácido de las *crasuláceas*"

Cromoplastos

Son plástidos que contienen pigmentos liposolubles distintos de la clorofila, comúnmente caroteno o sus derivados. Son fotosintéticamente inactivos y se los encuentra en distintos órganos vegetales a los que comunican su coloración, generalmente distintas tonalidades de amarillos y rojos (fig. 13).

Los cromoplastos tienen formas variables y pueden formarse a partir de cloroplastidios y también de proplastidios.

A veces los pigmentos cristalizan dentro del plástido: carotenoides de las raíces de zanahoria (*Daucus carota*) o del mesocarpo de ají (*Capsicum annuum*).

Las coloraciones de distintos órganos vegetales debidas a estos pigmentos no se deben confundir con otras cuya causa son pigmentos hidrosolubles que se hallan disueltos en el jugo celular, como es el caso de los antocianos.

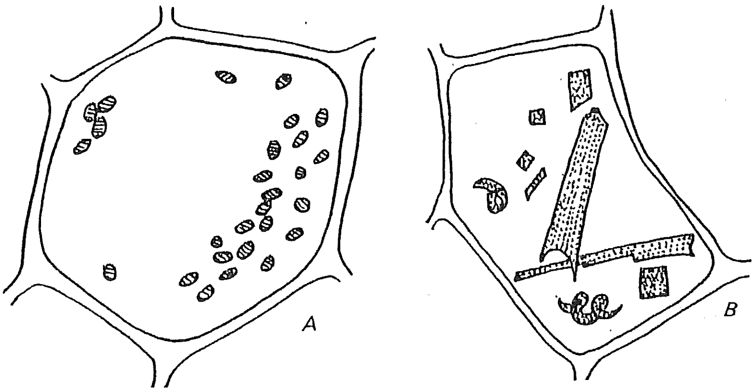


Figura 13. Cromoplastos: *A*, en mesocarpo de ají (*Capsicum annuum*); *B*, en raíz de zanahoria (*Daucus carota*).

Leucoplastos

Se hallan en células adultas no expuestas a la luz (en rizomas, tubérculos, etc.) o en células jóvenes, originando luego cloroplastos o cromoplastos. Son cuerpos citoplasmáticos muy delicados, generalmente ubicados próximos al núcleo celular. Por su contenido se clasifican en: amiloplastos, elaioplastos y preoteinoplastos.

1) *Amiloplastos*

En los cloroplastos suelen formarse gránulos de almidón (almidón de asimilación) como consecuencia de la polimerización de las moléculas de glucosa producidas por la fotosíntesis. Este gránulo es temporario, hidrolizándose el almidón para ser transportado a un plastidio especializado en su almacenaje (*amiloplasto*), donde constituye el *almidón de reserva*. En un tubérculo de papa (*Solanum tuberosum*) el almidón puede constituir hasta un 20-30% del peso fresco y hasta el 70% en el grano de trigo (*Triticum*). El almidón es el principal componente de muchos alimentos para el consumo humano.

En el amiloplasto, el almidón se deposita en capas o estratos, variando su densidad dentro de cada capa. La acumulación de almidón comienza alrededor de un *centro de deposición* que recibe el nombre de *hilo*. La posición del *hilo* es variable, pudiendo ser céntrica o excéntrica. Puede haber más de un *hilo* y entonces el grano de almidón resulta *compuesto*: avena (*Avena*); arroz (*Oryza sativa*). También son variables las formas de los amiloplastos (fig. 14).

Los amiloplastos, lo mismo que el almidón, se tiñen de azul oscuro con el reactivo de Lugol (solución acuosa de iodo y ioduro de potasio). Las nociones elementales sobre la constitución química del almidón se darán en el capítulo III.

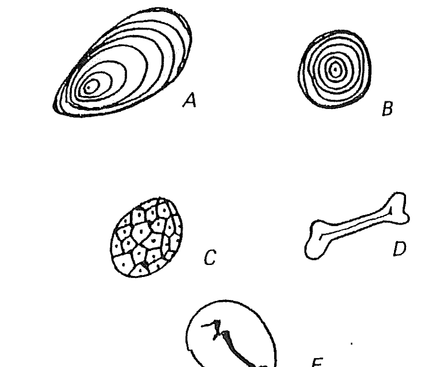


Figura 14. Diferentes tipos de amiloplastos: *A*, de papa (*Solanum tuberosum*); *B*, de trigo (*Triticum*); *C*, de avena (*Avena*); *D*, de *euforbiáceas* (*Euphorbia*); *E*, de poroto (*Phaseolus vulgaris*).

2) *Elaioplastos*

Son plastidios que acumulan lípidos (aceites). Son frecuentes en algunas criptógamas (*hepáticas*) y en las *monocotiledóneas*. Parece ser que además de aceite pueden almacenar almidón.

3) *Proteinoplastos*

Son plastidios que contienen proteínas. No se sabe demasiado sobre ellos y no se los debe confundir con "cristales" proteicos que carecen de membrana propia, tal como la aleurona, y que se pueden hallar en el citoplasma. Se hallaron proteinoplastos en cotiledones de poroto (*Phaseolus vulgaris*), en el endosperma de trigo (*Triticum*), en el látex de algunas *moráceas*, etcétera.

Granos de aleurona

Constituye una reserva proteica que se encuentra en muchas semillas. Se halla en los vacúolos, donde forma falsos cristales al perder agua. Estas reservas, que son de gran interés económico, las emplea el embrión durante la germinación de la semilla. Generalmente la proteína, que forma un cristaloide, está asociada a una fitina (sal de calcio y magnesio del ácido inosito-fosfórico) que forma un globoide. El cristaloide y el globoide se unen por una película común y se los puede observar, por ejemplo, en la semilla de ricino (*Ricinus communis*).

Durante la germinación de muchos granos de cereales las proteínas de la

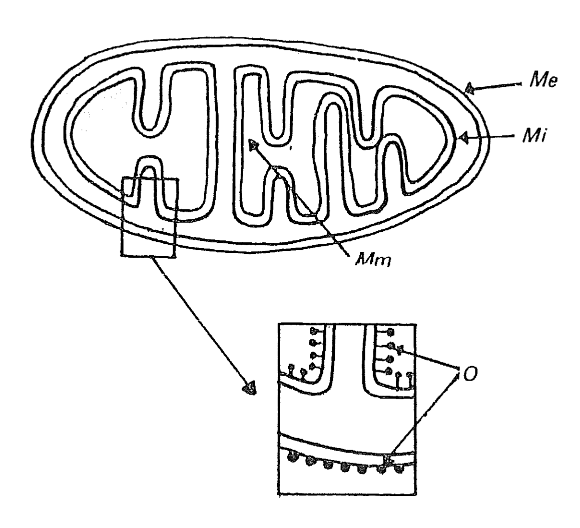


Figura 15. Mitocondria (corte longitudinal, esquemático). Referencias: *Me*, membrana externa; *Mi*, membrana interna; *Mm*, matriz mitocondrial; *O*, oxisomas.

capa aleuronífera contribuyen a formar las enzimas hidrolíticas que atacan el almidón del resto del endosperma para producir glucosa, que será utilizada por el embrión en crecimiento.

Mitocondrias

Son orgánulos citoplasmáticos de forma variable: ovoidal, esférica, cilíndrica o filamentosa. Miden entre 0,5 y 1 μm de ancho y entre 0,5 y 10 μm de largo. Están formados por dos membranas dobles: la exterior, más o menos lisa, y la interior con numerosos repliegues de distinta forma que invaden la cavidad del orgánulo. Esta cavidad está llena de un coloide continuo, de naturaleza lipoproteica, llamado *matriz mitocondrial* (figs. 15 y 16). En las paredes externas e internas se hallan pequeños cuerpos esféricos de 8 nm de diámetro (*oxisomas*), sésiles en la primera y con un corto cabito en la segunda. El conjunto de las mitocondrias de una célula se llama *condrioma*.

En las mitocondrias se cumple el importante proceso de la *respiración*. La reacción química correspondiente es muy compleja (ciclo de Krebs) y puede escribirse, en forma muy resumida, como la inversa de la fotosíntesis:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \rightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O$$

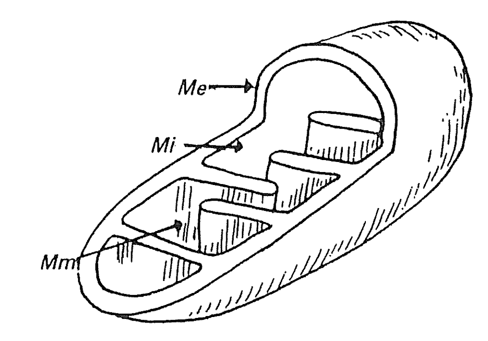


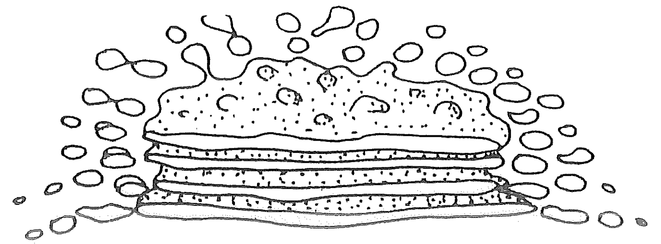
Figura 16. Esquema tridimensional de una mitocondria (iguales referencias que en la figura 15).

liberándose la energía contenida en la molécula de glucosa y que pasa a integrar un enlace químico rico en energía de la molécula de ATP (adenosintrifosfato). El ATP es un "almacén" energético provisorio y la energía que contiene se emplea para los procesos metabólicos pasando a ADP (adenosindifosfato), volviendo a la mitocondria para transformarse nuevamente en ATP. También se produce ATP en los cloroplastos.

Dictiosoma

Es un orgánulo (fig. 17) muy semejante al que en las células animales se conoce desde hace tiempo como *aparato de Golgi* y que luego fue identificado en las células vegetales. Si se lo colorea adecuadamente se lo puede ver con el microscopio óptico, pero los detalles de su estructura sólo se observan claramente en las fotomicrografías electrónicas. También pueden verse *in vivo* con el microscopio de contraste de fase. Son comunes de hallar en células jóvenes cuyo metabolismo es muy activo, y están formados por una serie de cisternas aplanadas —hasta una veintena— más o menos superpuestas, discontinuas, semejantes en su constitución a las membranas del retículo endoplasmático y con sacos abultados en los bordes de donde salen prolongaciones tubulares que pueden unirse entre sí y que tienen vesículas unidas a las mismas.

Figura 17. Esquema de un dictiosoma.



Aun se discuten algunos aspectos de las funciones del *dictiosoma*, aunque hay razones fundadas para creer que actúan como orgánulos secretores de diversas sustancias, en especial polisacáridos estructurales para la pared celular, así como los materiales para la formación del plasmalema durante la división celular. También se sugirió que el dictiosoma podría servir como depósito de productos de desecho de la actividad metabólica.

Esferosomas

Son orgánulos citolasmáticos pequeños, formados por gotas de lípidos limitadas por una membrana biológica. Algunos autores sostienen que el límite está constituido por la mitad de una de estas membranas.

Lisosomas

Son orgánulos que contienen enzimas hidrolíticas. Son muy pequeños (0,4 μm) y se hallan en todas las células eucariontes. Además de intervenir en la autolisis celular después de la muerte, actúan en la hidrólisis de las sustancias de reserva durante la germinación de las semillas.

Peroxisomas, glioxisomas, etc.

Constituyen un grupo variable pero interrelacionado de orgánulos (*microbodies*, de los autores de habla inglesa), pequeños (0,5 a 1,5 μm), amorfo-granulares y rodeados por una membrana propia. Es frecuente hallarlos asociados al retículo endoplasmático y pueden contener diversas enzimas (catalasas, etcétera). No se conoce bien el origen de estos orgánulos, cuyas funciones parecen asociadas al metabolismo de los lípidos, procesos de fotorrespiración, etcétera.

Ribosomas

Son orgánulos muy importantes asociados con la síntesis de proteínas. Fueron descubiertos con el microscopio electrónico en la década de 1950. Etimológicamente, su nombre significa "cuerpos con ácido ribonucleico (ARN)". Este ácido nucleico forma entre el 50 y 70% del ribosoma, siendo el resto proteína y vestigios de sustancias orgánicas.

Generalmente aparecen libres en el citoplasma o asociados al retículo endoplasmático (*retículo endoplasmático rugoso*). También se los suele obser-

var agrupados en rosario o anillos constituyendo los *polisomas*.

Existen distintos tipos de ribosomas, aun en una misma célula, que se diferencian entre sí por la velocidad de sedimentación cuando se los somete a la centrifugación. Este fenómeno permite inferir que sus estructuras deben ser diferentes.

Cada ribosoma está formado por subunidades proteicas de forma esferoidal, de tamaño variable, y entrelazadas por las moléculas del ARN ribosomal.

Los ribosomas parecen originarse en el nucléolo, aunque no es muy frecuente hallar ribosomas en el núcleo. Parece ser que las proteínas ribosomales se forman en el citoplasma y de allí migran al núcleo, donde se unirían al ARN ribosomal producido por el nucléolo dando origen así a las subunidades constitutivas del ribosoma. Estas subunidades saldrían al citoplasma por los poros de la membrana nuclear y luego se agruparían para formar los ribosomas. En las plantas superiores este proceso aún no es bien conocido.

Se estimó que puede haber cerca de 500.000 ribosomas en cada célula, midiendo cada uno entre 200 y 300 Å.

Síntesis de proteínas

Las proteínas son sustancias orgánicas cuaternarias de elevado peso molecular. Resultan de la unión de numerosos *aminoácidos*. Se conocen muchos aminoácidos, de los cuales sólo unos veinte tienen importancia biológica. La unión entre dos aminoácidos se llama *unión peptídica* y ocurre con pérdida de una molécula de agua:

$$R-C\begin{matrix}\nearrow O\\ \searrow OH\end{matrix} \quad + \quad \begin{matrix}H\searrow\\ H\nearrow\end{matrix}N-R \quad \rightarrow \quad R-C\overset{O}{\leqslant}\!-\!-N\overset{H}{\angle}R \quad + \quad H_2O$$

El producto a la derecha de la reacción es un *dipéptido* y la reunión de varios de ellos da un polipéptido. La polimerización de estos últimos originará las proteínas, cuyo peso molecular puede llegar a varios millones.

La enorme importancia de las proteínas se comprende al saber que forman parte de las membranas biológicas y constituyen sustancias estructurales y de reserva. También las enzimas, que catalizan todos los procesos biológicos son, fundamentalmente, proteínas.

La síntesis proteica se efectúa en el ribosoma sobre la base de la información genética contenida en el ADN de los cromosomas (ver: *Núcleo celular*). Esta información es "copiada" por el ARN mensajero, de peso molecular intermedio, que sale del núcleo y se fija sobre el ribosoma. Los aminoácidos de síntesis, que se hallan en el citoplasma, son activados por un ARN de peso molecular bajo (ARN soluble o de transferencia) y ubicados junto al ARNm en la secuencia exacta codificada por éste. Un mecanismo enzimático conecta entre sí a los aminoácidos, realizándose la unión peptídica esquematizada antes y elaborándose así la cadena molecular, a veces muy ramificada, que cons-

tituye cada proteína.

Para tener una idea de la complejidad del proceso debe pensarse que una proteína de peso molecular relativamente bajo (60.000), está formada por más de 500 aminoácidos ubicados en un orden preciso.

Microtúbulos

Los microtúbulos son orgánulos que se pueden hallar en casi todas las células nucleadas, vegetales o animales, y están vinculados con la morfogénesis y la movilidad de dichas células. Son muy comunes en el reino vegetal, donde intervienen en la formación del huso acromático, integrando hasta un 50% del material del mismo (ver: *Mitosis* y *Meyosis*) y en el control del depósito de las unidades estructurales de la pared celular (*microfibrillas*).

Los microtúbulos, visibles con el microscopio electrónico, tienen sección circular —250 Å de diámetro, aproximadamente— pudiendo llegar a medir hasta varios micrómetros de longitud. Están constituidos por trece hileras de una proteína contráctil, llamada *tubulina*, envueltas por una membrana biológica a la cual se unen mediante puentes filamentosos muy tenues.

Parece demostrado que los cromosomas se vinculan a los microtúbulos durante la mitosis y que éstos contribuyen a su movimiento. También se observó que las vesículas desprendidas del dictiosoma fluyen a lo largo de los microtúbulos hacia la zona del fragmoplasto, donde se formará la placa celular que dividirá a la célula.

El alcaloide *colchicina* y otras sustancias parecen actuar impidiendo la polimerización de las unidades estructurales de la tubulina y, consiguientemente, la formación del huso acromático. Esta característica puede ser aprovechada para inducir la poliploidía experimental (ver: *mitosis*).

Centrosomas

El centrosoma es un orgánulo, también llamado *centríolo*, que se ubica en los polos del huso acromático durante el proceso de la división nuclear. Su presencia es normal en las células animales y en los grupos vegetales inferiores, así como en el polen en germinación de los géneros de *gimnospermas* primitivas *Ginkgo* y *Cycas*. Falta en todas las *angiospermas*.

Se cree que el centrosoma origina los flagelos de las células móviles, formando el gránulo basal de las mismas, y las cilias de los espermatozoides en los géneros citados.

Flagelos y cilias

Son organoides que proporcionan el movimiento a las células móviles y a los gametos flagelados. Típicamente, están formados por una vaina lipoproteica que resulta continua con el plasmalema y que tiene en su interior un

anillo compuesto por 9 fibrillas periféricas, dispuestas en una hélice apretada, de proteínas contráctiles y con dos fibras centrales o axiales (fig. 18). El movimiento parece estar controlado por un organoide basal (*blefaroplasto*), semejante a un centrosoma.

Otras inclusiones del citoplasma

1) *Gotas de lípidos*

Se pueden encontrar en muchas células, especialmente las meristemáticas. Poseen una membrana elemental que las rodea y no suelen confluir.

2) *Cristales*

Son frecuentes los cristales de oxalato de calcio, que se producen en el citoplasma pero cristalizan en el vacúolo, donde puede formar cuerpos alargados aislados, llamados *estiloides*, como en las células de los camalotes (*Eichhornia*). También aparecen en paquetes cristalinos (*rafidios*) en el citoplasma de las células de muchas especies, por ejemplo en el ombú (*Phytolacca dioica*), o como *drusas*, que son cristales incompletos alrededor de un núcleo cristalino común, tal como se ven en el ruibarbo (*Rheum rhaponticum*), en muchas cactáceas, en la hiedra (*Hedera helix*), etcétera. En todos los casos parece ser que su función es eliminar el exceso de calcio, regulando la acidez de la célula (fig. 9).

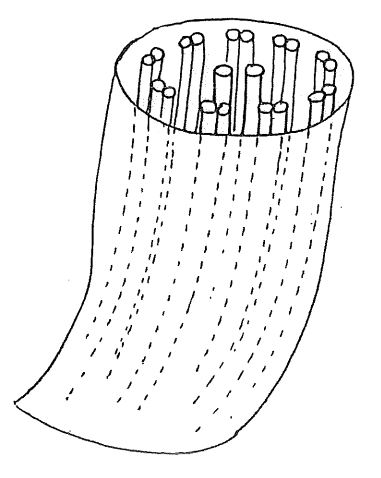


Figura 18. Estructura de un flagelo (esquemático). Obsérvense los haces proteicos periféricos y los dos haces centrales.

3) *Cistolitos*

Son prolongaciones de la pared celular que invaden el lumen y se cargan de carbonato de calcio. Son frecuentes en las células epidérmicas de las hojas del gomero (*Ficus elastica*).

4) *Sílice*

Se da con frecuencia en las células epidérmicas de las *gramíneas* y también en las *palmeras, orquídeas*, etcétera. También están silicificadas las paredes celulares de las *diatomeas*. Esta sustancia puede formar cuerpos amorfos en el interior de las células, como se puede observar en las *células silícicas* de las *gramíneas*. Su significación fisiológica es, en este caso, desconocida.

5) *Otras sustancias*

En las *sulfobacterias* pueden hallarse inclusiones formadas por gránulos de azufre. En las bacterias del género *Closterium* puede observarse sulfato de calcio.

Núcleo celular

Robert Brown, en 1831, reconoció la presencia del núcleo en las células. Se lo encuentra en el citoplasma y presenta forma esferoidal, lenticular o, a veces, lobulada. Examinado al microscopio y en células vivas presenta generalmente un aspecto granuloso y, en su interior, se observan uno o más corpúsculos más brillantes, refringentes: los *nucléolos*.

El tamaño del núcleo es variable. Normalmente es bien visible en las plantas superiores, aunque es difícil de hacerlo en algunas algas y en los hongos, aún cuando se los tiña. El diámetro puede variar entre 0,5 y 600 μm (media: entre 5 y 25 μm). Su ubicación también es variable: puede encontrárselo en el centro del lumen celular o desplazado hacia la periferia.

Como ya se dijo, la presencia del núcleo es constante en las plantas superiores y, normalmente, hay sólo uno por cada célula. Constituyen la excepción algunas células multinucleadas (*cenocitos*) y el caso de los elementos vivos del tubo criboso que, a la madurez, carecen de núcleo aunque reciben la influencia del núcleo de las células anexas (ver: *Floema*). En las *bacterias* y *cianofíceas* no hay núcleo diferenciado y el material nuclear aparece en orgánulos llamados *nucleoides*.

El núcleo celular puede teñirse con colorantes básicos que reaccionan con los ácidos nucleares. Se emplean, entre otros, la fucsina básica (reacción de Feulgen), el violeta de genciana, etcétera.

El núcleo se halla rodeado por la *membrana nuclear* o *carioteca*, semejante en su constitución al retículo endoplasmático y continua con él (fig. 19). Esta membrana posee poros que pueden medir entre 500 y 1.000 Å. Se supo-

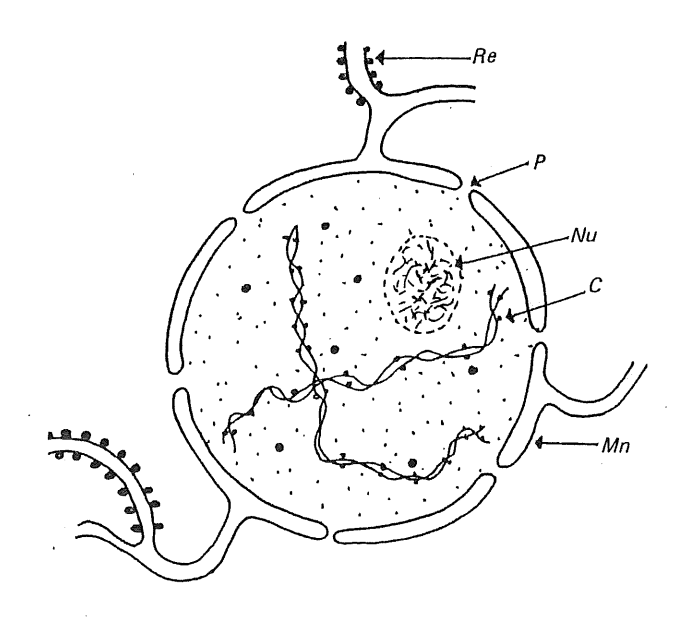


Figura 19. Esquema de un núcleo celular. Referencias: *Re*, retículo endoplasmático; *P*, poro de la membrana nuclear; *Nu*, nucléolo; *C*, cromosoma; *Mn*, membrana nuclear o carioteca.

ne que por estos poros pueden salir al citoplasma las subunidades de los ribosomas y el ARN-m, sintetizados por el núcleo. La existencia de los poros como verdaderos agujeros fue cuestionada y no está del todo aclarada. La *carioteca* se fragmenta al final de la *profase*, confundiéndose con el retículo endoplasmático, y se reconstituye en la *telofase*.

El interior del núcleo está ocupado por el *jugo nuclear* o *cariolinfa*, donde pueden verse suspendidos los *nucléolos* y una sustancia dispuesta en agrupaciones como puntos, la *cromatina*, constituyente fundamental de los *cromosomas*. Cuando la *cromatina* se fija con un colorante aparece una figura que recibe el nombre de *retículo nuclear*. Los "nudos" de este retículo se deben a la *heterocromatina*, que toma intensamente los colorantes y que se localiza en las regiones nucleares altamente condensadas (*cromocentros*), observables en interfase y al comienzo y final de la división nuclear. Las regiones que no se tiñen, o que lo hacen débilmente, están constituidas por la *eucromatina*. Algunos autores sostienen que la diferencia entre ambas sustancias radica solamente en el grado de condensación, y existirían pruebas de que la heterocromatina es genéticamente inactiva.

Algunos cromosomas pueden ser totalmente heterocromáticos y, por lo tanto, no poseen actividad génica. En algunos vegetales —por ejemplo, en el

maíz– se pueden hallar pequeños cromosomas supernumerarios heterocromáticos, desprovistos de genes, y que casi no producen efectos genotípicos.

Los ácidos nucleicos se duplican después en las regiones heterocromáticas que en las eucromáticas (*duplicación tardía*).

Se sugirió que las regiones heterocromáticas permiten la asociación de los cromosomas entre sí durante la interfase y, de este modo, contribuyen a mantener una disposición específica de los materiales nucleares, así como la estabilidad de la estructura de los cromosomas.

El análisis químico de la cromatina de arveja (*Pisum sativum*) indica la existencia de 37% de una proteína básica (histona), 36% de ADN, 9% de ARN y un resto de otras proteínas diferentes.

El contenido de ADN del núcleo es constante, excepto cuando ocurre meyosis, en cuyo caso se reduce a la mitad, o en la poliploidía, donde el contenido total de ADN es un múltiplo del valor normal en las células diploides.

Las *histonas* parecen servir para evitar la transcripción del ADN a ARN, vía ARN-polimerasa. Se conocen distintos tipos de *histonas*, dependiendo de sus aminoácidos constitutivos. En algunos casos, parece demostrado que las proteínas asociadas al ADN contribuirían al desenrollamiento de la molécula (ver: *Acidos nucleicos*). El proceso no es bien conocido y la explicación no pasa de ser un modelo tentativo de lo que ocurre en la realidad. La mayoría de los hongos parecen no tener histonas asociadas a su ADN.

Nucléolo

Las células somáticas poseen normalmente un nucléolo cuyas funciones aún no están del todo aclaradas. El nucléolo parece organizarse en un cromosoma particular, de modo que en una célula 2 n se formarían dos, que pronto se reúnen en uno solo por coalescencia. El nucléolo es visible en la interfase, desapareciendo en la profase tardía y reapareciendo en la telofase. Aunque los límites del nucléolo son muy precisos carece de membrana propia y en su interior se puede observar un material finamente fibrilar que contiene ARN y, en algunos casos, ADN.

Cromosomas

Los *cromosomas* son cuerpos nucleares portadores del ADN y, por lo tanto, de la información genética. Los cromosomas varían mucho en su aspecto según sea la etapa de la vida celular en que se los observa. Son finos y delgados, casi irreconocibles, durante la interfase y se vuelven cortos y gruesos, perfectamente individualizables, durante la división nuclear, en especial en la metafase. Este acortamiento se debe al proceso de *espiralización* que experimentan. En realidad, el arrollamiento toma la forma de una hélice y ésta puede formar otra de segundo orden, etc., pero el término *espiralización* ha

quedado impuesto por la costumbre.

En general, puede decirse que el número de cromosomas es constante en las células de cada especie y que, en las células somáticas, son pares. En el hombre hay 46; en el maíz, 20; en *Drosophila melanogaster* 8; en los helechos, hasta varios cientos, etcétera. Los gametos o los gametofitos poseen la mitad de dicho número y el número somático se restablece al unirse los gametos paterno y materno. Cada gameto aporta un "juego" de cromosomas.

Aunque se conocen varias excepciones, puede decirse que los gametos llevan un número *haploide* (n) de cromosomas (gr.: *haplos*: la mitad) y las

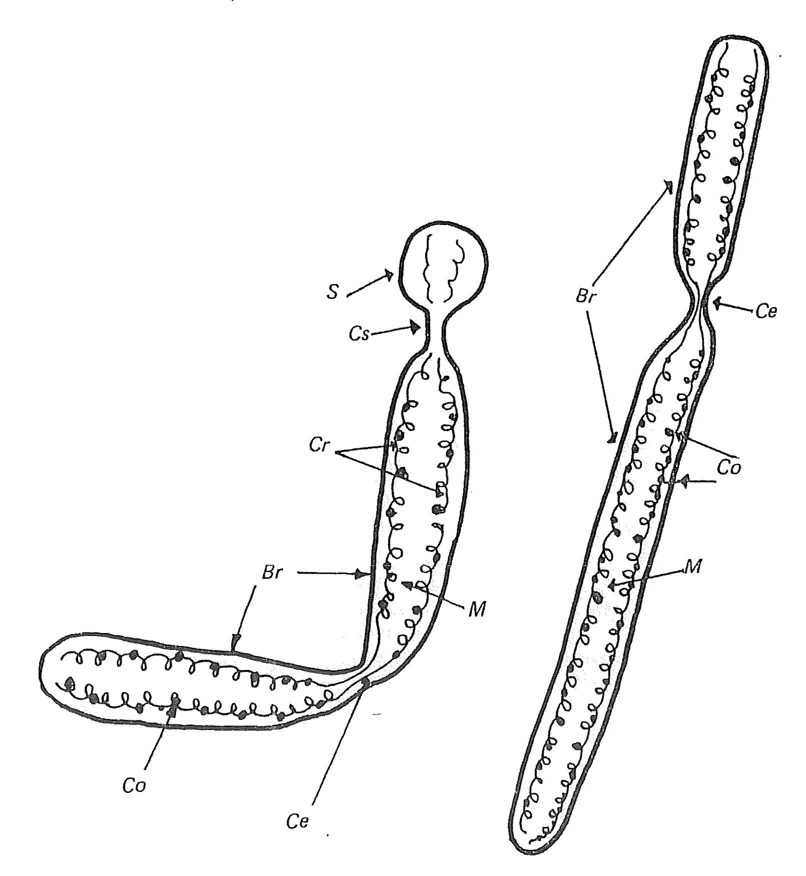


Figura 20. Esquema de un cromosoma. Referencias: *S*, satélite o trabante; *Cs*, constricción secundaria (región SAT); *Cr*, cromátidas; *Ce*, centrómero; *Br*, brazos; *Co*, cromómeros; *M*, matriz del cromosoma.

células somáticas uno *diploide* (2 n). El pasaje de $2n$ a n se verifica por el proceso de meyosis, que se estudiará más adelante.

Cuando un organismo posee en sus células más de dos series completas de cromosomas, se dice que el mismo es un *poliploide*. Por otra parte, existen organismos diploides algunas de cuyas células pueden ser poliploides.

El grado de poliploidía puede ser variable, y así pueden hallarse organismos triploides (3 n), tetraploides (4 n), etcétera. Las células poliploides son más grandes que las diploides correspondientes y, de esta forma, también son mayores las plantas, flores, frutos, etcétera. Este hecho tiene gran importancia económica y muchas plantas de valor agrícola son poliploides. La poliploidía puede inducirse mediante el uso de ciertas drogas, como la colchicina ya citada, o mediante métodos físicos, como el uso de altas temperaturas aplicadas a células en división activa.

El cromosoma en metafase es un cuerpo más o menos cilíndrico (fig. 20) que se tiñe intensamente con los colorantes básicos. A esta propiedad debe su nombre que, etimológicamente, significa "cuerpo con color", ya que en la célula viva son incoloros.

El tamaño de los cromosomas es variable, aún dentro de una misma célula. Los más pequeños están cerca del límite de resolución del microscopio óptico (0,2 µm). Los de las larvas de algunos *dípteros* llegan a medir 500 µm (0,5 mm).

Como puede verse en la figura 20, el cromosoma está formado por dos brazos, generalmente de longitud distinta, unidos por una región más estrecha, llamada *centrómero*, por donde se fijará a las fibras del huso durante la división nuclear. La posición del centrómero varía según sea el cromosoma que se observe. La morfología de los cromosomas, basada sobre todo en la posición del centrómero, permite, mediante el dibujo o el recorte de fotomicrografías, poner apareados los cromosomas homólogos —es decir, aquellos cromosomas "hermanos", cada uno de los cuales proviene de cada uno de los gametos—. A esta figura se la llama *cariograma* y con ella pueden sacarse conclusiones citológicas importantes al conocerse la forma, tamaño, número, anormalidades, etc. de los principales componentes del núcleo.

Algunos cromosomas poseen una constricción secundaria (cromosomas con *trabantes* o *satélites*). Esta constricción secundaria posee poco o ningún ADN (por eso se la llama región SAT, que no es una abreviatura de "satélite", sino la sigla del ácido timonucleico —Sin Acido Timonucleico— que era el nombre antiguo del ADN). Se cree que en esta región se organiza el nucléolo.

En ciertos momentos de la vida celular puede observarse que los cromosomas son recorridos por dos filamentos más o menos paralelos que se tiñen con intensidad: las *cromátidas*, formadas por la eucromatina y la heterocromatina, ya mencionadas.

Aunque se discute la estructura de las cromátidas, se cree que están formadas por varios filamentos finos (*cromonemas*), cada uno de los cuales consta fundamentalmente de ADN y proteína. Es por ello que la diferencia entre eucromatina y heterocromatina, ya citada, parece radicar principalmente en el grado de arrollamiento del ADN.

Acidos nucleicos

Son sustancias orgánicas cuaternarias de elevado peso molecular que resultan de la polimerización en un orden dado de moléculas de azúcar de 5 carbonos (pentosas), ácido fosfórico y bases nitrogenadas derivadas de las purinas y pirimidinas. En el ADN (ácido desoxirribonucleico) la molécula tiene el aspecto de una escalera de caracol (fig. 21) cuyos pasamanos están formados por el azúcar *desoxirribosa* alternándose con moléculas del *ácido fosfórico.* En el ARN (ácido ribonucleico) el azúcar es un isómero del anterior: la *ribosa*. Los "peldaños" de la escalera están formados por la unión de pares de bases nitrogenadas. En el ADN las bases púricas son la *adenina* y la *guanina* y las pirimidínicas la *citosina* y la *timina.* En cada peldaño solamente se unen, mediante puentes de hidrógeno, la *adenina* con la *timina* o la *guanina* con la *citosina*. Esta restricción en el apareamiento de las bases se debe a la longitud de sus moléculas: el largo total de los "peldaños" debe ser igual para que la hélice sea regular. En el ARN la *timina* es reemplazada por el *uracilo*, que es una base similar. Puede observarse en el esquema que en cada "vuelta de la escalera" hay 10 pares de bases .

La particularidad más notable de esta molécula es que puede autoduplicarse, separándose los peldaños por los puentes de hidrógeno y formándose las partes complementarias del modo que se muestra en el esquema. Existen evidencias (utilizando las técnicas autorradiográficas después de la incorporación de timidina tritiada, radiactiva) de que la síntesis de la molécula de ADN no comienza en uno de los extremos de ésta, sino en varios puntos intermedios simultáneamente. A partir de los puntos de ruptura, la síntesis progresaría hacia ambos extremos. A lo largo de la molécula de ADN existirían unidades de replicación para las cuales se propuso el nombre de *replicones.* De este modo, pueden también "copiarse" parcialmente algunas porciones del ADN bajo la forma de ARN y por acción de la enzima ARN-polimerasa. El ARN puede salir del núcleo (ARN mensajero) llevando el código genético al citoplasma. La secuencia de tres de las bases nitrogenadas sirve de *código* para un aminoácido. Así AGU (Adenina-Guanina-Uracilo) codifica al aminoácido *glicina*, la secuencia UCG (Uracilo-Citosina-Guanina) codifica a la *leucina*, etcétera. Para algunos aminoácidos existen distintas secuencias de "letras" diferentes que los codifican. Dicho de otro modo, hay casos en que diferentes combinaciones de bases codifican un mismo aminoácido.

La célula es capaz de "corregir" los errores que se produzcan en la duplicación del ADN por la acción de diversos agentes físicos o químicos. Este hecho fue demostrado experimentalmente y permite explicar la estabilidad del material genético ante variados agentes mutagénicos.

En el ADN pueden hallarse series de secuencias de nucleótidos que se repiten muchas veces (ADN altamente repetido), ubicadas en regiones heterocromáticas y, aparentemente, sin función génica. El ADN no repetido es el portador de la función génica. Estos hechos muestran la alta complejidad bioquímica del material nuclear.

Figura 21. Acidos nucleicos. *1, modelo del ADN* (según Watson y Crick): *p*, pares de bases; *c*, cadenas de azúcar-fosfato. *2, segmento de ADN: A*, adenina; *G*, guanina; *T*, timina; *C*, citosina. *3*, pirimidina; *4*, purina; *5*, modo probable de duplicación del ADN.

La suma de las longitudes de las moléculas del ADN contenido en los cromosomas de un mamífero —en el hombre, por ejemplo— alcanza a 1,80 m, aproximadamente. Esta cifra permite imaginar el grado de condensación, arrollamiento o plegamiento que deberán tener para estar contenidas en los respectivos cromosomas. La teoría citada que supone la existencia de espirales de primero, segundo, tercer orden, etc., parece poder explicar este hecho.

Mitosis

Un concepto citológico clásico establece que toda célula proviene de otra. El procedimiento seguido para la multiplicación celular puede variar según el grupo de plantas considerado. Así, en algunos organismos, la célula se estrangula dando origen a dos células hijas (división simple). En las plantas superiores, el proceso es más complicado y ocurre en dos etapas: en la primera, llamada *mitosis* o *cariocinesis*, el núcleo se divide dando dos núcleos hijos cuali y cuantitativamente iguales al original, produciéndose la escisión longitudinal de cada uno de los cromosomas. En una segunda etapa ocurre la división de la célula por aparición de una pared celular (*citocinesis*).

A veces puede ocurrir la mitosis sin división de la célula, originándose así células con dos o varios núcleos, llamadas *cenocitos* (gr.: *cenos*: común a varios).

Durante el proceso mitótico, cada cromosoma se divide longitudinalmente, y estas mitades de cada cromosoma —ahora llamados cromosomas hijos— se reúnen en cada uno de los núcleos hijos, que serán iguales al núcleo original.

La duración de la mitosis en las plantas es variable, influyendo en ella principalmente la temperatura. Algunas células pueden dividirse en dos horas a una temperatura de 10° C, pero lo hacen en 30 minutos a 45° C. En los meristemas puede durar unas pocas horas y llega a ser muy prolongada en los tejidos adultos. En algunos *protozoarios* (animales unicelulares) la mitosis puede durar entre 15 y 30 minutos. Por otra parte, se calculó que las células parenquimáticas de ciertas plantas de desiertos pueden permanecer vivas hasta un centenar de años sin sufrir divisiones mitóticas.

Aunque el proceso mitótico es continuo, se lo dividió en distintas fases para facilitar su estudio. Los esquemas correspondientes son los de la figura 22.

El ADN se duplica varias horas antes de iniciarse el proceso y, casi con seguridad, lo hace según el modelo anteriormente descrito.

Profase

Es la etapa más larga. Los cromosomas se van espiralizando y, de este modo, comienzan a individualizarse como cuerpos cada vez más compactos y cortos donde el centrómero se vuelve notable. Avanzada la profase, los nucléolos desaparecen y se fragmenta la carioteca, que se confunde con el retículo endoplasmático. Desde los polos de la célula comienza a formarse el *huso*

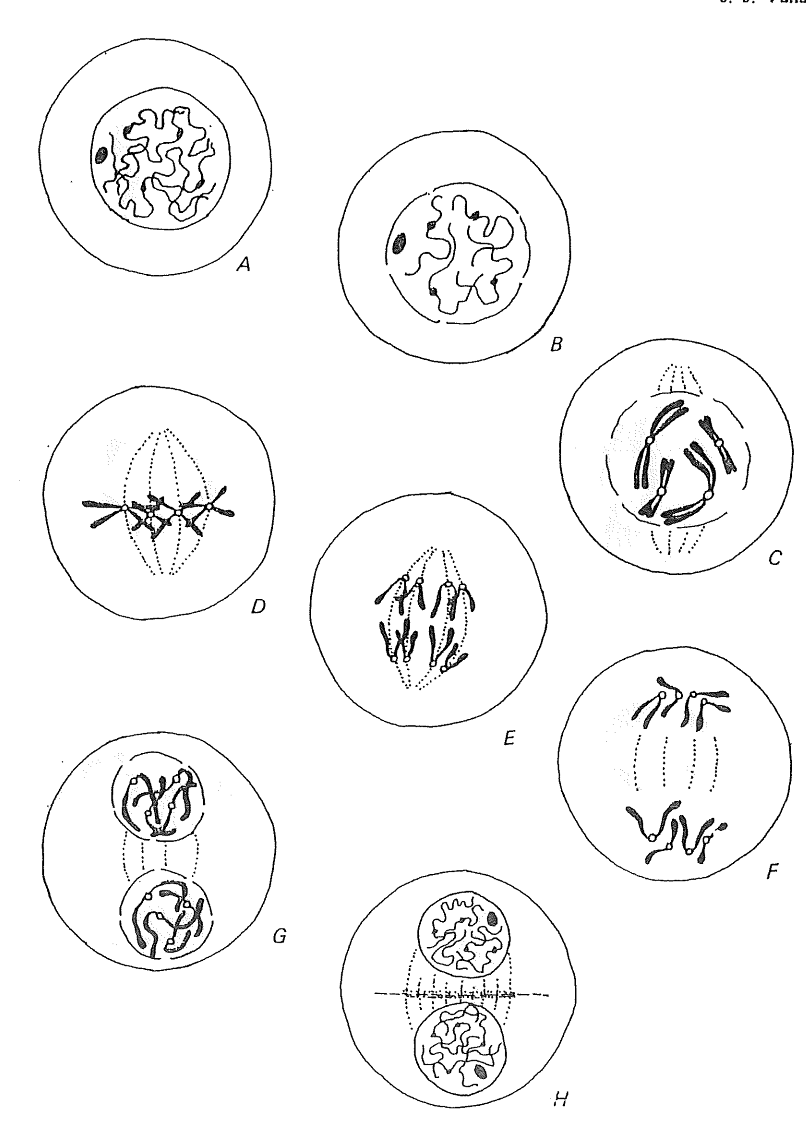


Figura 22. Diferentes etapas de la mitosis: *A, B, C*: profase; *D*: metafase; *E, F*: anafase; *G, H*: telofase.

acromático, que gobernará el movimiento de los cromosomas.

Aun no se aclaró del todo el mecanismo motriz mediante el cual el huso acromático interviene en el movimiento de los cromosomas, pero se propusieron varias teorías para explicarlo. Los microtúbulos parecen ocupar algo menos de la mitad de los materiales de que está formado el huso y presentan marcada birrefringencia. En las fotografías electrónicas pueden verse ribosomas alineados cerca de los microtúbulos. La orientación paralela de los microtúbulos se inicia cerca de los polos del huso acromático. Al final de la profase se puede ver que cada cromátida está duplicada y que los cromosomas se orientan hacia el ecuador de la célula.

Durante la mitosis puede ocurrir en los cromosomas un intercambio de cromátidas hermanas o de segmentos de las mismas.

Metafase

En esta etapa, relativamente breve, los cromosomas se vinculan al huso acromático por medio del centrómero. La contracción de los cromosomas es máxima y éste es el momento más adecuado para hacer los recuentos.

Anafase

La anafase comienza con la división simultánea del centrómero de cada uno de los cromosomas. Las cromátidas —ahora cromosomas hijos— se repelen y separan migrando hacia los polos. Es probable que las fibras del huso ejerzan tracción sobre los cromosomas provocando dicha separación. En esta fase puede observarse bien la estructura espiralada de los cromosomas. En el plano ecuatorial comienza a formarse el *fragmoplasto*, principalmente basado en el material de los microtúbulos. El crecimiento del *fragmoplasto* puede ser centrífugo o centrípeto, siendo ésta una característica específica.

Telofase

Puede decirse que en esta etapa ocurren la mayoría de los fenómenos observados en la *profase*, pero en orden inverso. Los nucléolos aparecen en la vecindad de la región SAT. En la zona del *fragmoplasto* comienza a formarse la *placa celular*, que terminará por dividir a la célula produciendo dos células hijas. La *placa celular* se va integrando con las vesículas desprendidas de los dictiosomas que fluyen hacia la zona media del fragmoplasto siguiendo a lo largo de los microtúbulos. Los núcleos hijos entrarán ahora en la *interfase*, durante la cual se volverá a producir la duplicación de ADN preparando a los cromosomas para una nueva mitosis.

Meyosis

Durante el proceso sexual dos gametos se fusionan para originar la *cigota*. Para la formación de los gametos ocurre una división especial, llamada *meyosis* (gr.: *meyos*: reducir) en la que cada célula hija recibe solamente un "juego" completo de cromosomas. Esto significa que en la *meyosis* el número de cromosomas en las células resultantes es la mitad del original (número *haploide* o *n*) y que, como resultado de la fusión de los gametos, se restituye el número diploide (*2 n*) propio de cada especie. El proceso meyótico es necesario ya que, en caso de no producirse, el número cromosómico se duplicaría en cada generación sexual, lo que no podría ocurrir más que pocas veces. Esta característica hace que también se designe a la *meyosis* como *división reductiva*. Además de producirse la reducción mencionada, se verá también que durante el proceso meyótico ocurre la recombinación al azar de los caracteres genéticos, que luego se manifestarán en la descendencia de origen sexual.

En la meyosis el proceso de duplicación del ADN es más largo que en la mitosis y ocurre durante el período S (de síntesis) de la interfase.

La *meyosis* consiste en dos divisiones nucleares sucesivas con una sola división de los cromosomas. La primera división es la *reductiva*, separándose los cromosomas homólogos y migrando cada uno de ellos hacia los núcleos hijos. De este modo, si una célula tenía 10 cromosomas, luego de esta primera división se tendrán dos núcleos con 5 cromosomas cada uno. La segunda división, que habitualmente ocurre de inmediato, es muy parecida a una mitosis y es, por lo tanto, *ecuacional* o *conservadora*.

En las fanerógamas, la *meyosis* ocurre en las flores, más precisamente en un tejido especial de las anteras y de los óvulos, como se verá al estudiar la esporogénesis.

En la mayoría de los animales, la *meyosis* conduce directamente a la producción de gametos. En muchas plantas, en cambio, las cuatro células haploides que resultan de la misma (*meyosporas*) suelen sufrir una serie de divisiones celulares dando origen a un *gametofito* haploide que será el productor de los gametos.

La *meyosis* suele ser más larga que la mitosis, pudiendo durar desde unos días hasta varias semanas.

Como la *primera profase* es la parte más compleja de la *meyosis*, se la dividió en varios estados, que se describen a continuación (fig. 23).

Leptóteno (gr.: *leptos*: delicado, grácil; *tenos*: estirado)

Los cromosomas, aun poco espiralizados, comienzan a individualizarse como filamentos muy delgados cuyos cromómeros pueden verse bien en las preparaciones teñidas (fig. 23 *a*). Cuando este estado preparatorio ha avanzado puede observarse que el número de filamentos cromosómicos es igual al número somático.

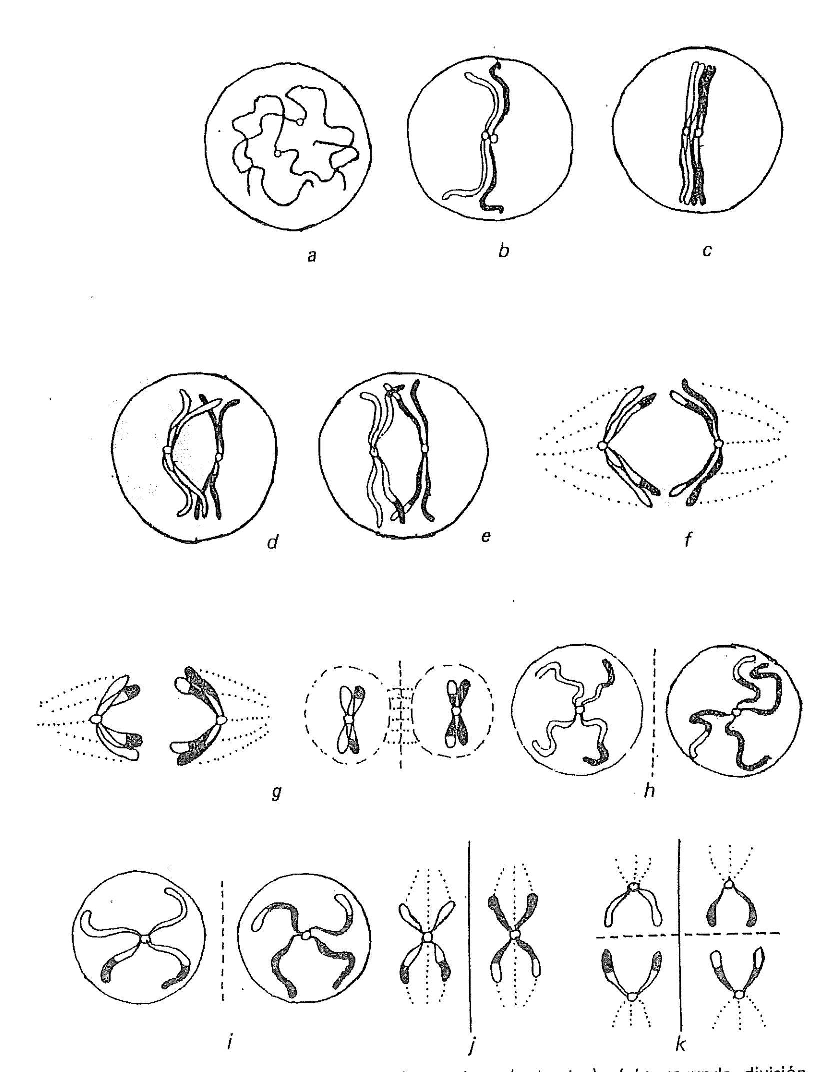


Figura 23. *Meyosis: a-g*: primera división nuclear (reductiva); *h-k*: segunda división (ecuacional). *a-e*: primera profase; *a*, leptóteno; *b*, zigóteno; *c*, paquíteno; *d*, diplóteno; *e*, diacinesis; *f*, metafase I; *g*, anafase I; *h*, interfase; *i*, profase II; *j*, metafase II; *k*, anafase II. Obsérvese que se parte de una célula con dos cromosomas y que se producen cuatro células con un cromosoma cada una. En los esquemas sólo se ha dibujado la membrana nuclear.

Zigóteno (gr.: *cigos*: yugo, pareja)

En este estado (fig. 23 *b*) los cromosomas homólogos se aparean cromómero a cromómero. Este fenómeno, llamado *sinapsis*, permite la aproximación indispensable para que se produzca luego el intercambio de segmentos de cromátidas.

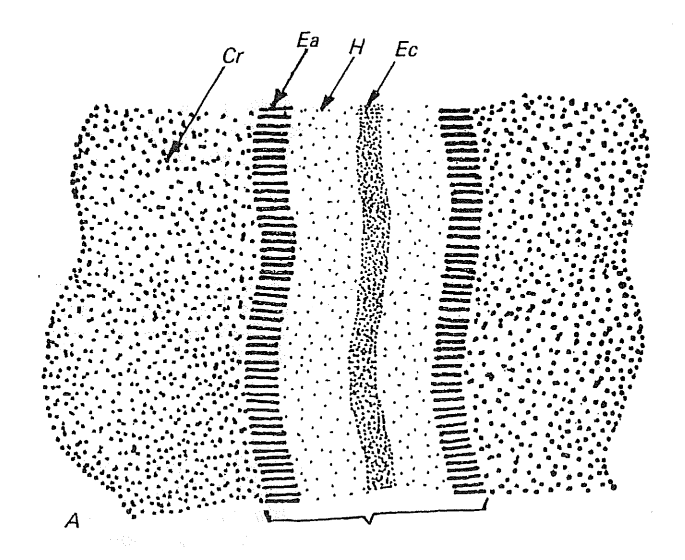
Paquíteno (gr.: *paquis*: grueso)

El engrosamiento de los cromosomas ha aumentado y se completa el apareamiento de los homólogos. Una vez completado este apareamiento, la observación de los cromosomas con el microscopio electrónico revela una estructura llamada *complejo sinaptonémico*, formado por un elemento central rodeado por dos elementos laterales (fig. 24). Se propuso que en cada cromosoma existen sitios (*sinaptómeros*) que tendrían como función contribuir al apareamiento. Este fenómeno podría llevar a la formación de "bucles" en los cromosomas, hecho que fue observado. Los *sinaptómeros* se unirían entre sí por medio de estructuras cilíndricas llamadas *cigosomas*. El *complejo sinaptonémico*, que se pudo observar en todas las células con núcleo, desaparece en el *diplóteno* temprano.

En el *paquíteno* puede verse que cada cromosoma está formado por sus dos cromátidas, apareciendo entonces como filamentos dobles (*bivalentes*) que, al estar apareadas con las del cromosoma homólogo, forman una *tétrada* de cromátidas. No se observan uniones al nivel de los centrómeros. En esta etapa se producen fracturas al mismo nivel en dos cromátidas homólogas no hermanas, es decir, pertenecientes a distintos cromosomas (fig. 23 *c*) y, de este modo, pueden intercambiarse fragmentos cromatídicos. Los puntos de fractura y de unión ocurren al azar y es posible que, en un mismo cromosoma, existan varios de dichos puntos. El resultado final de este importante fenómeno (*entrecruzamiento* o *"crossing-over"*) es la aparición de cromátidas mixtas, cuyo contenido en información genética puede ser distinto al original. La consecuencia será la recombinación al azar de los caracteres paternos y maternos y su posterior herencia en los descendientes que resulten del proceso sexual.

Diplóteno (gr.: *diplos*: doble)

Producido el *crossing-over* los cromosomas homólogos se repelen (fig. 23 *d*), aunque la separación no es total debido a los puntos de unión (*quiasmas*) producidos como consecuencia del entrecruzamiento. Puede decirse que los *quiasmas* son la manifestación visual del *crossing-over*. También aquí las cuatro cromátidas pueden verse con facilidad.



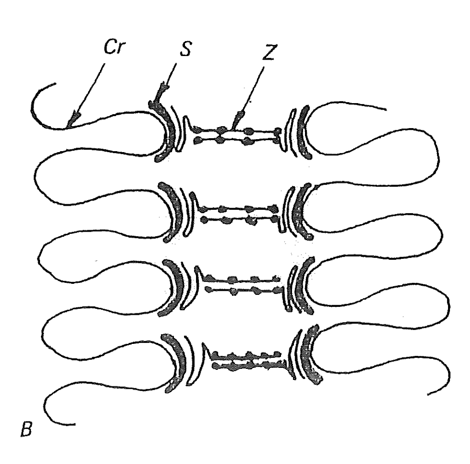


Figura 24. Complejo sinaptonémico. Referencias: *A*: esquema de la estructura del complejo sinaptonémico vista con el microscopio electrónico; *B*: esquema de las probables relaciones cromatina-sinaptómero-zigosoma. Los zigosomas formarían el elemento central de la figura 24 *A*. *Cr*, cromatina; *Ea*, elemento axial; *H*, espacio central; *Ec*, elemento central; *S*, sinaptómero; *Z*, zigosoma.

Diacinesis (gr.: *dia*: separar; *cine*: movimiento)

En este estado la contracción de los cromosomas es máxima, ya que culmina, como al final de la profase mitótica, su espiralización (fig. 23 *e*). Como consecuencia del fenómeno de repulsión, los quiasmas parecen migrar hacia los extremos de los cromosomas (*terminalización*). Los cromosomas se disponen cerca de la membrana nuclear, que desaparece en esta fase. Este es el momento más adecuado para hacer los recuentos cromosómicos. La *diacinesis* señala el final de la primera profase de la *meyosis*.

Metafase I

Los bivalentes se ordenan en el ecuador de la célula y, al formarse el huso, se vinculan a él por los centrómeros. Los dos centrómeros de cada pareja de cromosomas son bien visibles y, a diferencia de lo que ocurre en la mitosis, no se dividen al iniciarse la anafase (fig. 23 *f*).

Anafase y telofase I

Durante la anafase I se separan cromosomas enteros y, por lo tanto, los homólogos migran hacia los lugares de los futuros núcleos hijos, que tendrán así la mitad del número cromosómico original (fig. 23 *g*). En la telofase I puede observarse que cada cromosoma tiene sus cromátidas escindidas, aunque permanecen unidas por el centrómero. Reaparece en forma más tenue la membrana nuclear.

En algunas plantas, se puede observar la formación de membranas nucleares en la primera telofase, sobre todo en las anteras, es decir, durante la microsporogénesis pero, en general, se pasa directamente a la profase de la división ecuacional.

Después de una corta *intercinesis*, ocurre una nueva división nuclear muy semejante a una mitosis (fig. 23: *h, i, j, k*) aunque aquí las cromátidas de cada cromosoma están más separadas que en la mitosis ordinaria. El resultado final será entonces, una vez formadas las paredes celulares, cuatro células (*meyosporas*) cuyo número de cromosomas será la mitad del original, poseyendo cada núcleo un "juego" de cromosomas pero con distintas posibilidades de combinaciones del material genético.

Pared celular

La célula vegetal típica está rodeada por una estructura, la *pared celular*, cuyo principal componente es la *celulosa*. (Los autores españoles utilizan el término *membrana celular*, pero aquí se prefiere el de "pared" para evitar confusiones con las membranas biológicas lipoproteicas, ya estudiadas.)

Son relativamente raras las células vegetales desprovistas de pared (*mixomicetes*, algunos gametos de *algas* y *hongos* etc.) semejándose entonces a las

células de los animales. También en los *hongos* la pared celular está formada por una sustancia cuaternaria (*quitina*) distinta de la *celulosa*. En las *bacterias*, también existe una pared formada por la sustancia cuaternaria *mureína*, de composición química compleja y que parece ser una gigantesca macromolécula.

La pared celular cumple con tres funciones simultáneas: 1) proporciona una envoltura semirrígida, 2) se expande y deforma a medida que la célula crece y se diferencia, y 3) provee estructuras para el pasaje de materiales entre células vecinas.

La pared es la única parte de la célula que puede persistir mucho tiempo después de la muerte de ésta. De acuerdo con los caracteres de las paredes celulares, puede hacerse la distinción entre diferentes tipos de tejidos, de modo que el estudio de la histología o de la morfología interna se basa fundamentalmente en el reconocimiento de las células por sus diferentes paredes. Durante mucho tiempo se consideró a la pared como a una parte muerta de la célula, pero hoy se sabe que no es así y que ocurren en ella importantes fenómenos vitales.

La *celulosa*, el principal componente de la pared celular, que tiene además gran interés práctico por sus aplicaciones industriales, es un polímero de la *β glucosa*. Dos unidades de este monosacárido forman el disacárido *celobiosa* que, por polimerización, conduce a la formación de moléculas lineales de *celulosa*. Cada molécula de *celulosa* puede estar integrada por 3.000 a 10.000 moléculas de β glucosa. Las cadenas de celulosa se disponen de tal modo que en algunas regiones presentan ordenamiento cristalino, constituyendo corpúsculos llamados *micelas*, en tanto que en otras se disponen desordenadamente formando *celulosa amorfa* (fig. 25). Entre la *celulosa amorfa* puede haber otras sustancias (agua y sustancias incrustantes). La reunión de más de veinte *micelas*, incluyendo las partes de *celulosa amorfa*, produce las *microfibrillas*, que son las *unidades estructurales* de la pared celular.

Las *microfibrillas* son cuerpos acintados que miden, aproximadamente, 1 mm de largo y de una sección más o menos elíptica de 60 X 250 Å (fig. 26), por lo que sólo pueden observarse con el microscopio electrónico. En los

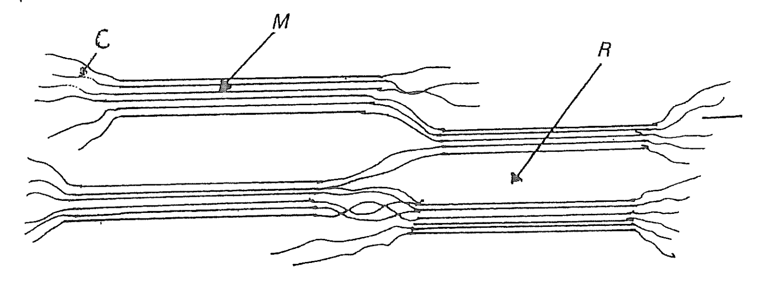


Figura 25. Estructura de la celulosa. Referencias: *M*, micela (área cristalina); *R*, regiones intermicelares; *C*, celulosa amorfa.

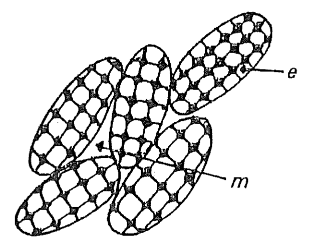


Figura 26. Corte transversal de una microfibrilla. Referencias: *m*, microcapilares; *e*, espacios intermicelares.

espacios intermicelares, así como en los que dejan entre sí las microfibrillas (*microcapilares*), pueden alojarse distintas sustancias que contribuyen a dar a las paredes celulares sus características propias.

Entre estas sustancias, que se examinarán con cierto detalle en el capítulo III, están las *hemicelulosas*, sustancias amorfas importantes, sobre todo en las paredes de las células jóvenes; las *sustancias pécticas*, también amorfas, plásticas e hidrófilas; la *lignina*, que actúa como cementante; las *gomas y mucílagos*, que cumplen funciones de protección y defensa; la *cutina, suberina* y *ceras*, que impiden la pérdida excesiva de agua; los *taninos*, que preservan a las paredes de su destrucción por diversos agentes biológicos, etcétera.

Todas estas sustancias están ligadas entre sí por diversos enlaces químicos, a tal punto que se sugirió que la pared primaria puede considerarse como una macromolécula muy complicada.

También pueden hallarse algunos polisacáridos solubles y es probable que existan enzimas hidrolíticas que podrían intervenir en la degradación de los polisacáridos, así como otras que inhibirían a las enzimas provenientes de diversos organismos fitopatógenos, defendiendo de este modo al vegetal atacado. Se mencionaron, además, las enzimas que atacando las uniones químicas entre las microfibrillas de celulosa producirían el "aflojamiento" de la estructura de la pared celular, posibilitando así su posterior alargamiento durante el crecimiento celular.

La composición química de la pared celular varía durante el crecimiento de la célula. Las unidades estructurales son variadas: además de la β glucosa ya mencionada, pueden citarse otros monosacáridos, disacáridos, ácidos urónicos, aminoácidos, el nucléotido UDP-glucosa (uridinadifosfato-glucosa), etcétera.

Se consiguió aislar una glucoproteína estructural, llamada *extensina*, que contiene el aminoácido prolina, por medio del cual se uniría a los polisacáridos. Esta proteína se formaría en los ribosomas, migrando luego hacia la pared celular en formación.

La biogénesis de la pared celular está lejos de haber sido aclarada por completo.

Estructura de la pared celular

En la célula vegetal pueden distinguirse dos tipos de paredes; en las células en crecimiento se deposita una pared *primaria*, muy *hidratada* y *plástica*, con un alto porcentaje de *hemicelulosas*. En aquellas que han completado su crecimiento puede depositarse una pared *secundaria*, con un porcentaje elevado de celulosa y, a menudo, con sustancias incrustantes, sobre todo *lignina*. Es común que las células que han desarrollado paredes secundarias estén muertas en el cuerpo vegetal aunque sigan cumpliendo funciones específicas: conducción, sostén. La pared secundaria es principalmente *elástica*.

Pared primaria

La *pared primaria* comienza a formarse con la división del protoplasto para dar dos células hijas. En la región del ecuador de la célula, entre los dos nuevos núcleos, aparece una placa citoplasmática más densa (*fragmoplasto*), integrada también por parte del huso acromático (fig. 27). La primera manifestación de la nueva pared es la *placa celular* que se forma en el *fragmoplasto*. Esta placa comienza a formarse en el centro de la célula y va progresando hacia los bordes (crecimiento centrífugo) hasta dividir en dos a la célula madre. Los dictiosomas toman parte en la formación de la nueva pared, ya que se los observa en gran número cerca del *fragmoplasto*. También se forman en la placa celular los *plasmodesmos*, finos cordones citoplasmáticos que, atravesando la pared pondrán en comunicación los citoplasmas de las células hijas. Hay varias explicaciones acerca del origen de los *plasmodesmos*. Se cree que pueden originarse de fragmentos del retículo endoplasmático atrapados por la nueva pared en formación y también por el alineamiento y posterior unión de

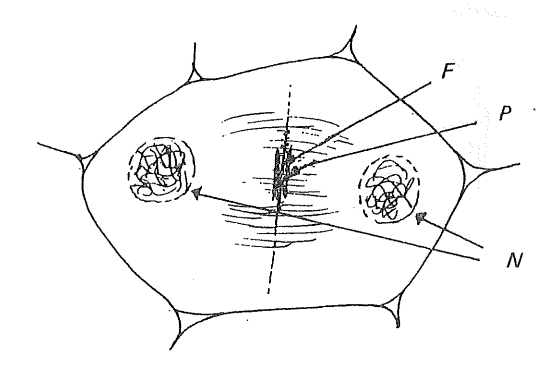


Figura 27. Fragmoplasto y placa celular. Referencias: *F*, fragmoplasto; *P*, placa celular; *N*, núcleos hijos.

las vesículas separadas del dictiosoma. También es posible que puedan producirse de modo secundario sobre paredes celulares ya formadas y por penetración del contenido celular a través de ellas.

Se estimó que aún las más pequeñas células meristemáticas pueden llegar a tener entre 1.000 y 500.000 plasmodesmos que las vinculan con sus vecinas. Son frecuentes los recuentos de un millón de plasmodesmos por cada milímetro cuadrado de pared celular.

Los plasmodesmos son de muy pequeño diámetro y su estudio es difícil, ya que las técnicas usadas para la preparación del material destinado a la observación microscópica casi siempre los desnaturaliza y modifica.

En algunos casos, se han hallado virus en el canal del plasmodesmo. Esta podría ser una prueba de la interconexión entre las células vecinas por medio de los plasmodesmos.

Separando a las paredes en formación se puede notar la aparición de la futura *laminilla media*, en coincidencia con la placa celular, que actuará como elemento de unión entre ambas células.

La laminilla media está formada por una sustancia amorfa, constituida principalmente por sales cálcicas y magnésicas del ácido péctico. Es probable que la *laminilla media* penetre mediante prolongaciones muy finas en el espesor de las paredes, contribuyendo así a mantener la unión entre las mismas.

El crecimiento en extensión de la pared primaria se puede deber a la presión de turgencia del citoplasma, pero también lo puede limitar y moldear la presión de las células vecinas.

Las microfibrillas se disponen desordenadamente en la pared primaria, que resulta entonces *isotrópica* y *plástica*. El depósito de las microfibrillas puede hacerse por *aposición*, es decir, unas sobre las otras, o por intususcepción, intercalándose entre otras ya depositadas. El crecimiento de la pared se produce de afuera hacia adentro: las primeras microfibrillas que se depositan en lo que vendrá a ser la parte exterior de la pared y las capas sucesivas se van colocando hacia el interior de la cavidad celular.

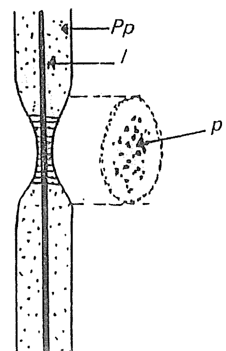


Figura 28. campo de puntuaciones primarias. Referencias: *Pp*, pared primaria; *l*, laminilla media; *p*, plasmodesmos.

Mientras la célula está creciendo la pared primaria aumenta simultáneamente de espesor y superficie. En las células muy alargadas, el crecimiento en longitud puede continuar por los extremos a pesar de haberse completado el depósito de las microfibrillas en la parte media. Este crecimiento apical se puede observar en los extremos de los pelos radicales, en las fibras en crecimiento, en los tubos polínicos, etcétera.

Aunque los plasmodesmos pueden estar en cualquier lugar de la pared celular, es frecuente hallarlos concentrados en gran número en regiones bien localizadas. En coincidencia con ellas, la pared primaria no se deposita con la misma intensidad que en el resto de la célula, apareciendo como depresiones u hoyos acribillados por los *plasmodesmos*. Lo mismo ocurre en la célula adyacente, tal como se representa en la figura 28. A estas comunicaciones entre las células se las llama *campos de puntuaciones primarias*.

Pared secundaria

En muchas células, al completarse la formación de la pared primaria y cesar el crecimiento, puede continuar el depósito de microfibrillas celulósicas y otros componentes, formándose así una pared secundaria hacia el interior de la célula. La principal diferencia estructural entre la pared primaria y la secundaria está en la disposición ordenada de las microfibrillas que ocurre en la secundaria. Esta disposición confiere a esta pared sus características *elásticas*, así como la *anisotropía* que puede ponerse de manifiesto al observarlas con el microscopio de luz polarizada, ya que presentan el fenómeno de birrefringencia, que no ocurre en las paredes primarias.

Generalmente pueden observarse tres capas distintas, en cada una de las cuales las microfibrillas presentan diferente orientación (fig. 29). En algunas células, puede haber numerosas capas, que también difieren por el sentido de orientación de las microfibrillas, como en los pelos de la semilla del algodo-

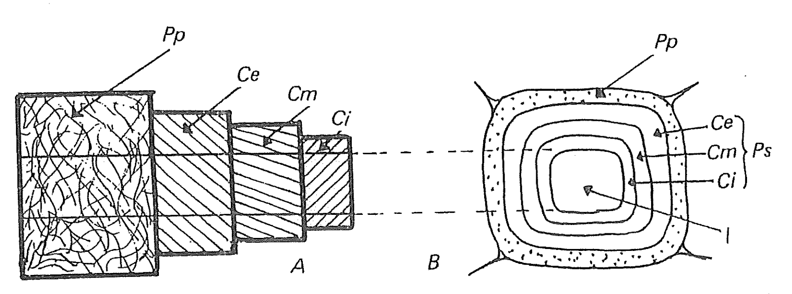


Figura 29. Estructura de la pared celular secundaria. Referencias: *A*, esquema mostrando las capas separadas; *B*, corte transversal; *Pp*, pared primaria; *Ce*, capa externa de la pared secundaria; *Cm*, capa media; *Ci*, capa interna; *Ps*, pared secundaria; *l*, lumen celular.

nero (*Gossypium hirsutum*). Gran parte de las características mecánicas de los diferentes materiales textiles de origen vegetal tienen su explicación en la orientación de estas unidades estructurales.

En algunos casos puede formarse una pared celular terciaria, que suele tener aspecto verrucoso y que, probablemente, no es de naturaleza celulósica.

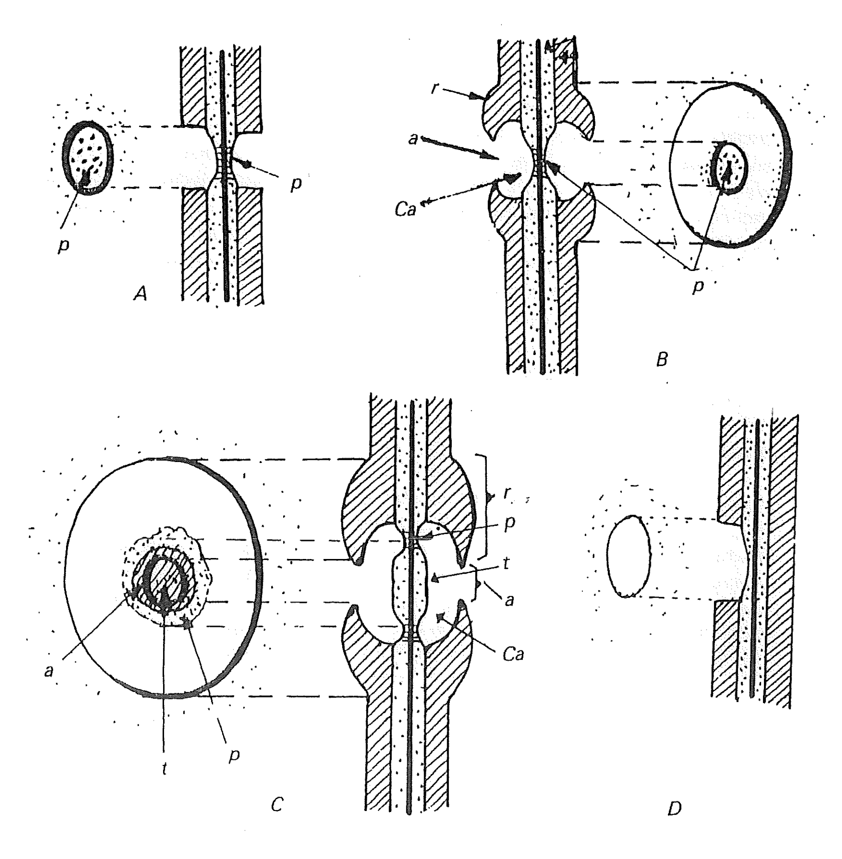


Figura 30. Puntuaciones (*punteado*: pared celular primaria; *rayado*: pared celular secundaria). Referencias: *A*, puntuación simple; *B*, puntuación areolada; *C*, puntuación areolada con torus; *D*, puntuación ciega. *p*, plasmodesmos; *r*, reborde de la puntuación; *t*, torus; *a*, abertura de la puntuación; *Ca*, cámara de la puntuación.

Puntuaciones

Cuando se forman paredes secundarias, normalmente no hay depósito de materiales en la región de los campos de puntuaciones primarias. De esta forma queda respetada la comunicación intercelular, formándose ahora una puntuación *simple* (fig. 30 *A*). A veces, la pared secundaria forma un resalto, cubriendo al campo de puntuaciones con una cúpula con un orificio en el centro (*abertura de la puntuación*). Este tipo de puntuación se llama *areolada* (fig. 30 *B*).

En algunos casos de puntuaciones *areoladas* (xilema de las *gimnospermas*) puede espesarse la parte central de la pared primaria, taponándose allí los plasmodesmos y formando una estructura llamada *toro* o *torus* (puntuación *areolada con torus*: fig. 30 *C*). En este tipo de puntuación, el *torus* actúa como una válvula, ya que cuando las presiones hidrostáticas en las células contiguas son distintas la elasticidad de la pared primaria permite el desplazamiento del *torus*, que se aplica contra la abertura de la puntuación del lado de la presión menor, cerrando así la comunicación.

También suele ocurrir que en una de las células contiguas se deposite pared secundaria sobre el campo de puntuaciones. Esto formará una puntuación *ciega* (fig. 30 *D*) que, lógicamente, no es funcional.

Aunque se conocen otros tipos de puntuaciones, solamente se trata de variaciones de las aquí descritas en forma somera.

Como la mayoría de las células que presentan pared secundaria han perdido su contenido vivo al alcanzar la madurez, es natural que el lugar ocupado por los cordones citoplasmáticos (*plasmodesmos*) quede limitado ahora a pequeños orificios por donde pueden pasar los líquidos. Sin embargo, por comodidad se los sigue llamando como cuando las células estaban vivas.

Bibliografía adicional sugerida

Bonner, J. y J. E. Varner (1976): Plant Biochemistry. 3° ed., Academic Press. N. York, 925 páginas.

Clowes, F. A. L. y B. E. Juniper (1968): Plant Cell. Botanical Monographs. Vol. 8. Blackwell Sc. Pub., Oxford, 546 páginas.

Cutter, E. G. (1969): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. I. Cells and Tissues. E. Arnold, G. Bretaña, pp. 17-49.

De Robertis, E. D. P., F. A. Saez y E. M. F. De Robertis (1977): Biología celular. 9° ed., El Ateneo, Buenos Aires, 528 páginas.

Esau, K. (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, pp. 17-57.

Firket, H. (1965): La célula viva. EUDEBA. Buenos Aires, 128 páginas.

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2° ed., Labor, Barcelona-Buenos Aires, pp. 3-74.

John, B. y K. R. Lewis (1973): The Meiotic Mechanism. Oxford University Press. G. Bretaña, 32 páginas.
Pilet, P. E. (1968): La cellule: structure et fonctions. 3° ed., Masson et Cie., París, 406 páginas.
Stace, C. A. (1963): A guide to subcellular botany. Longmans. Londres, 148 páginas.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín, Barcelona-Buenos Aires, pp. 8-44.
Swanson, C. P. (1965): La célula. Manuales de UTEHA. Méjico, 196 páginas.

III. COMPOSICION QUIMICA DE LAS PLANTAS

En este capítulo se describirán brevemente los principales componentes químicos que constituyen el cuerpo de las plantas.

El enfoque no será el de un texto de química biológica sino una enumeración de sustancias que se pueden hallar en los vegetales, muchas de las cuales tienen una extraordinaria importancia económica. Baste decir que todos los alimentos disponibles tienen, directa o indirectamente, origen vegetal; que las plantas nos proveen de los materiales con que se confeccionan las vestimentas, incluida la lana, que resulta de materiales vegetales transformados; los productos forestales: madera, papel, etc., sin los cuales no podría concebirse la civilización, así como innumerables productos industriales, medicamentos, etc., y aún las fuentes de energía térmica, ya que el carbón y el petróleo tienen origen en vegetales fósiles.

En las plantas, lo mismo que en los demás seres vivientes, el compuesto más constante es el *agua*. La proporción de agua, en peso, es variable: en las plantas acuáticas hasta un 90%; en las papas, 70%; en el leño joven, 40% y en las semillas hasta menos del 10%. El pasto de pradera contiene, en promedio, hasta un 75% de agua. El resto corresponde a la materia orgánica.

Los elementos químicos indispensables para las plantas y que pueden registrarse en un análisis de los vegetales, pueden dividirse en dos grupos: el de los *macronutrientes* (carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, potasio, calcio, fósforo, azufre y magnesio), que están en cantidades apreciables, y el de los *micronutrientes* (cloro, boro, hierro, manganeso, cinc, cobre y molibdeno) que solamente se hallan como vestigios aunque resulten indispensables para el crecimiento y desarrollo normal de las plantas. En algunos casos, se agregarían también el sodio, selenio, silicio, cobalto y algún otro.

Las *sustancias orgánicas* se caracterizan por poseer carbono, hidrógeno y oxígeno; a veces nitrógeno, fósforo y azufre. Aquellas que contienen nitrógeno, como las proteínas, se llaman *cuaternarias*. Las *terciarias* poseen carbono, hidrógeno y oxígeno, como los azúcares y las grasas; y las *binarias* solamente carbono e hidrógeno, como en el caroteno.

Entre las sustancias terciarias, los *hidratos de carbono* tienen una relación de carbono, hidrógeno y oxígeno de 1:2:1. Hay tres grupos de carbohidratos:

Monosacáridos: cuya fórmula general es $C_nH_{2n}O_n$, estando el valor de *n* comprendido entre 2 y 8 (*glucosa, fructosa, ribosa*, etcétera).

Oligosacáridos: formados por la unión de dos a cuatro —a veces algunos más— monosacáridos en una cadena recta. La *sacarosa*, o azúcar de caña, es un oligosacárido (disacárido), que resulta de la unión de una molécula de *glucosa* y otra de *fructosa*. La *maltosa* es otro disacárido que resulta de la unión de dos moléculas de *α glucosa*.

Polisacáridos: se forman por la unión de muchos monosacáridos (hasta varios centenares). Como ejemplo tenemos la *celulosa*, polímero de cadena lineal de la *β glucosa*, y el *almidón*, que tiene un componente de cadena lineal y otro de cadena ramificada, ambos polímeros de la *α glucosa*.

Monosacáridos

De todos los monosacáridos posibles, en los vegetales se identificó un centenar, pudiendo hallarse libres, polimerizados o asociados con otras sustancias formando *glucósidos* (ver: *glucósidos*).

Los términos inferiores (di, tri, tetrosas) son sustancias que, generalmente, se han hallado como productos intermedios del metabolismo de las plantas.

Entre las *pentosas* ($C_5H_{10}O_5$) se pueden encontrar la *xilosa*, generalmente polimerizada como *pentosanos* en los tejidos leñosos, la paja de los cereales y en la cubierta de algunas semillas, y la *arabinosa*, también polimerizada como *arabanos* en la goma arábica, obtenida de *Acacia senegal* y en las gomas de duraznero, cerezo, etc. (*Prunus*). Muy importantes son la *ribosa* y la *desoxirribosa*, ya mencionadas como constituyentes de los ácidos nucleicos.

Las *hexosas* responden a la fórmula bruta $C_6H_{12}O_6$. La más importante es la *glucosa*, azúcar reductor que se halla en el jugo de las uvas (*Vitis*), en las hojas verdes, en las raíces de zanahoria (*Daucus carota*), en los bulbos de la cebolla (*Allium cepa*), etcétera. La *glucosa* se presenta principalmente en dos formas isómeras: α y β. La unión de dos moléculas de α glucosa da el disacárido *maltosa* y éste, por polimerización, forma el *almidón*. Dos moléculas de *β glucosa* dan el disacárido *celobiosa* y éste, también polimerizado, *celulosa*, que por formar parte principal de la pared celular es el hidrato de carbono más frecuente y abundante en el reino vegetal.

La *fructosa* es otra hexosa que difiere de la glucosa en que no es reductora. Es frecuente en los frutos (de donde proviene su nombre) y, polimerizada, da el polisacárido soluble *inulina*, frecuente como sustancia de reserva en las raíces engrosadas de dalia (*Dahlia*) o en los tubérculos de topinambu. (*Helianthus tuberosus*). Si se deshidrata con alcohol una delgada sección de raíz de dalia, la inulina precipita en hermosos cristales que se pueden ver al microscopio. La *fructosa* es frecuente en el néctar de muchas flores y, por lo tanto, también en la miel de abejas. Como ya se expresó, el azúcar de caña o de remolacha (*sacarosa*) resulta de la unión de una molécula de *glucosa* con una de *fructosa*.

La *manosa* es otra hexosa reductora que no existe como tal en las plantas, sino polimerizada como *mananos* en raíces y semillas. El marfil vegetal, obtenido del endosperma de las semillas de la palmera *Phytelephas macrocarpa* es un *manano*, y también se lo halla como sustancia de reserva en el endosperma del dátil (*Phoenix dactylifera*) y en la nuez de Pará (*Bertholletia excelsa*).

La *galactosa* es también reductora. Se encuentra polimerizada como *galactanos* en muchas semillas, especialmente de *leguminosas*, donde actúa como sustancia de reserva. La unión de una molécula de *galactosa* con una de *glucosa*, da el disacárido *lactosa*, que es el azúcar de la leche de los mamíferos.

Disacáridos

El más importante desde el punto de vista industrial es la *sacarosa* ($C_{12}H_{22}O_{11}$) o azúcar común. La *sacarosa* puede constituir hasta el 20% del peso fresco de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) y de la remolacha azucarera (*Beta vulgaris*). Se halla también en las raíces de zanahoria (*Daucus carota*), en muchas frutas (damasco: *Prunus armeniaca*; ananás: *Ananas comosus*; banano: *Musa paradisiaca*, etc.), en el néctar de muchas flores y en la savia de *Acer saccharatum*, de donde se la puede concentrar, obteniéndose un jarabe llamado *maple*, usado como edulcorante en E.U.A., donde los aborígenes sabían elaborarlo aún antes de la conquista.

La *maltosa* resulta de la unión de dos moléculas de *α glucosa* y forma la unidad estructural del *almidón*. Se la encuentra como tal en semillas que contienen almidón y que se hallan germinando, ya que entonces se produce la hidrólisis del material de reserva. Esta característica se aprovecha industrialmente en la elaboración de la cerveza: la etapa de la *maltería* consiste en hacer germinar los granos de cebada (*Hordeum*).). interrumpiendo el proceso mediante el tostado de los mismos. La *maltosa*, que recibió su nombre por este proceso, puede ser atacada así por las levaduras transformándose en alcohol y CO_2.

La *celobiosa* se forma por la unión de dos moléculas de *β glucosa* y no existe libre, sino constituyendo la unidad estructural de la *celulosa*. Muchos hongos de los géneros *Aspergillus, Penicillium*, etc. y ciertas bacterias producen la enzima *celulasa*, que transforma la celulosa en *celobiosa*, de la cual pueden tomar energía. Muchos microorganismos del suelo necesitan esta fuente de energía para poder vivir y, al accionar degradando la materia orgánica, contribuyen a mantener la estructura y fertilidad de los suelos.

Polisacáridos

En las plantas se reconocen los polisacáridos *estructurales* y *de reserva*. Los polisacáridos pueden ser simples o complejos.

Polisacáridos simples

Pentosanos $(C_5H_8O_4)_n$

Derivan de la polimerización de *pentosas* y es raro hallarlos libres. Son frecuentes en las semillas. En las plantas suculentas y en las cactáceas parecen actuar aumentando la capacidad de hidratación y contribuyendo a retener el agua.

Hexosanos $(C_6H_{10}O_5)_n$

Son producto de la polimerización de las *hexosas*. Uno de los más importantes es el *almidón*, sustancia de reserva integrante de la mayoría de los alimentos de origen vegetal. Generalmente se lo halla en los amiloplastos (almidón de reserva), muy abundantes en diversos órganos (tubérculos, raíces, semillas, etcétera).

Almidón

El *almidón* está compuesto por *amilosa* y *amilopectina*. La primera es una cadena simple, helicoidal, formada por seis unidades de glucosa en cada vuelta. Cada molécula de *amilosa* está formada por 300 o más unidades de glucosa y su peso molecular varía entre 10.000 y 100.000. La *amilopectina* está también formada por una hélice de seis unidades de glucosa por cada vuelta pero la cadena está ramificada y cada rama tiene 17 unidades de glucosa. La *amilopectina* es menos soluble que la *amilosa* en el agua calentada a 70-80° C. Su peso molecular es cercano a 1.000.000. En general, puede decirse que el *almidón* contiene entre 70 y 90% de *amilopectina* y 30 a 10% de *amilosa*. Las relaciones entre ambos componentes varían en las distintas especies vegetales y esto hace que los respectivos almidones difieran ligeramente entre sí, sobre todo con respecto a sus propiedades físico-químicas. La propiedad del almidón de formar *engrudos* con el agua caliente se debe a las características de la molécula de *amilopectina*.

El almidón toma un color azul con el reactivo de Lugol (solución acuosa de iodo y ioduro de potasio). En realidad, este color se debe a la reacción con la *amilosa*, ya que la *amilopectina* toma color rojo con este reactivo, el cual queda enmascarado por el primero.

Por lo menos cinco enzimas están implicadas en la hidrólisis del almidón. En muchos granos de cereales estas enzimas provienen de la capa aleuronífera del endosperma (ver: *Anatomía del fruto*).

El almidón industrial, que constituye un polvo amorfo, se obtiene principalmente de los granos de maíz (*Zea mays*), de los tubérculos de papa (*Solanum tuberosum*), del arroz (*Oryza sativa*), etcétera.

Dextrinas

Son productos de la hidrólisis parcial del almidón y pueden obtenerse tratando éste con agua caliente. Las *dextrinas* forman las sustancias de reserva de los maíces dulces, cultivados para choclo (*Zea mays* var. *rugosa*).

Glucógeno

Es un polisacárido semejante en su estructura a la *amilopectina* pero con ramas más cortas (12 a 15 unidades de *glucosa*) y numerosas. En el reino vegetal constituye la sustancia de reserva de los *hongos* y *cianofíceas*. También se almacena en el hígado y los músculos de los animales (*almidón animal*). No se lo encuentra en las plantas verdes. Toma un color castaño con el reactivo de Lugol.

Celulosa

Está formada por cadenas rectas de β *glucosa*. Se cree que la cadena puede tener entre 3.000 y 10.000 unidades de *glucosa*, por lo que puede medir entre 1,5 y 5 µm. Hasta el 50% de todo el carbono de las plantas puede hallarse bajo la forma de *celulosa*. La celulosa es hidrolizada por la enzima *celulasa*, que la convierte en el disacárido *celobiosa*. Otra enzima puede transformar a esta sustancia en *glucosa*. Las bacterias contenidas en el rumen de los rumiantes producen estas enzimas y, por lo tanto, este grupo de animales puede metabolizar la celulosa.

Su estructura molecular le confiere a la celulosa gran resistencia mecánica a la tracción, semejante a la del acero a igualdad de sección. Se encuentra celulosa casi pura en los pelos de la semilla del algodonero (*Gossypium hirsutum*), y en las fibras del cáñamo (*Cannabis sativa*), lino (*Linum usitatissimum*) y ramio (*Boehmeria nivea*). La celulosa es un producto vegetal que tiene valiosas aplicaciones industriales (papel, explosivos, materiales plásticos, celuloide, etcétera).

Calosa

Esta sustancia se encuentra sobre todo en los tubos cribosos, donde forma estructuras a modo de bujes que revisten los orificios de las placas y áreas cribosas (ver: *Floema*), pudiendo llegar a taponarlos por completo. También se forma calosa en las heridas producidas en tejidos vivos, cumpliendo entonces funciones protectoras, y en los tubos polínicos en crecimiento, cuya parte posterior va quedando aislada con tapones de este material.

La *calosa* es una sustancia amorfa cuya molécula está integrada por unos 100 restos de *glucosa*.

Inulina

Está formada por unas 30 unidades de *fructosa* y la desdobla la enzima *inulasa*. Es un polisacárido *soluble* en agua, frecuente de hallar como sustancia de reserva en las plantas de la familia de las *compuestas*: raíces de dalia (*Dahlia*), tubérculos de topinambur (*Helianthus tuberosus*), etcétera. También se la encontró en las partes vegetativas de muchas *monocotiledóneas*, especialmente *gramíneas*.

Polisacáridos complejos

Son sustancias que contienen azúcares y largas cadenas de polisacáridos variables y otros residuos distintos.

Lignina

Aunque no es un verdadero hidrato de carbono, se la trata aquí porque funcionalmente se relaciona con los compuestos estructurales. Se la encuentra en las paredes secundarias (hasta un 50% de su peso seco), así como en la laminilla media y en las paredes primarias de células que también poseen paredes secundarias. La lignina es un polímero amorfo del fenil propano:

$$HO-\langle\bigcirc\rangle-CH_2-CH_2-CH_3$$

En la industria papelera, la lignina se elimina por el tratamiento de la pulpa con SO_2 y agua de cal. El color amarillento que toman ciertos papeles con el tiempo o al ser expuestos a la luz se debe a restos de lignina no eliminados.

Hemicelulosas

Son sustancias de composición muy variable y mal conocidas, que por hidrólisis con ácidos minerales diluidos y en caliente dan, entre otras sustancias, pentosas, hexosas y ácidos urónicos:

```
          COOH
           |
           C —— O
         /        \
    =C              C=
         \        /
           C —— C
```

Se encuentran hemicelulosas sobre todo en las paredes celulares primarias. También se las halla como sustancias de reserva en algunas semillas de *palmeras*, del cafeto (*Coffea arabica*), en los lupinos (*Lupinus*), arvejas (*Pisum sativum*), etcétera.

En muchas *algas* las paredes celulares están formadas exclusivamente por hemicelulosas y sustancias pécticas.

Sustancias pécticas

Constituyen un grupo variable de sustancias que por hidrólisis dan ácidos urónicos. Las cadenas de moléculas de estos ácidos son más cortas que las de celulosa (cerca de 100 unidades) y pueden estar ramificadas.

El *ácido péctico*, polímero del ácido galacturónico, forma sales, principalmente de calcio y magnesio, uniendo entre sí las cadenas de ácidos y dando los respectivos *pectatos*, que forman parte importante de la laminilla media. La esterificación del ácido péctico con grupos metilo ($-CH_3$) produce la *pectina*, que se encuentra disuelta en el jugo celular y que por cocimiento produce jaleas. Esta propiedad es de interés para la industria de las jaleas de frutas.

También se incluye entre las sustancias pécticas a la *algina*, existente en las paredes y laminilla media de las algas pardas (*feofíceas*) y que es un producto de gran importancia industrial que puede obtenerse de diversas especies comunes en las costas patagónicas.

Gomas y mucílagos

Son sustancias difíciles de analizar y que poseen estructuras químicas semejantes a las hemicelulosas, aunque con propiedades físicas distintas. Estas sustancias se hinchan al absorber agua dando sustancias pegajosas. Las plantas las producen en condiciones normales y, muchas veces, como consecuencia de agentes patológicos, heridas, etcétera. Algunas de estas sustancias tienen valor económico, como la *goma arábiga* y la *goma tragacanto*, producida en los radios medulares de diversas especies del género *Astragalus*, de Turquía y Persia, y que halla aplicación en medicina, cosmética, etcétera.

Los mucílagos son constantes en ciertas especies. Son sustancias semisólidas con gran afinidad por el agua y parecen estar relacionadas con la retención hídrica. Son frecuentes en la cubierta de algunas semillas, como las de lino (*Linum usitatissimum*), repollo (*Brassica oleracea*) y la mayoría de las *crucíferas*, etcétera. En estas especies es probable que ayuden a la imbibición de las semillas al iniciarse el proceso de germinación.

También hay mucílagos que retienen el agua en el cuerpo de los *cactus*, en los tubérculos (seudobulbos) de muchas *orquídeas*, en numerosos bulbos, como en el tulipán (*Tulipa gesneriana*) y en la mayoría de las plantas suculentas. De gran importancia económica es el *agar-agar* extraído de ciertas algas rojas (*rodofíceas*), y muy empleado en la industria farmacéutica, alimentaria, en los laboratorios de microbiología, etcétera.

Acidos orgánicos

Se caracterizan por la presencia del grupo carboxilo ($-COOH$) que puede dar, también, diversas sales.

Entre los ácidos saturados presentes en las plantas, el más sencillo es el

fórmico (*metanoico*): H—COOH, que se encuentra en los pelos urticantes de las ortigas (*Urtica*) y, bajo formas modificadas, como integrante de las cadenas metabólicas.

El ácido *acético* o *etanoico* (CH_3—COOH) se produce por la oxidación del alcohol etílico mediante las bacterias del vinagre. Uno de sus derivados, el *acetato de amilo*, forma parte de las sustancias que proporcionan el perfume a los frutos maduros del banano (*Musa*).

Los términos superiores de esta serie de ácidos se encuentran combinados con la glicerina (propanotriol) formando muchos lípidos. Por este motivo, se los conoce como *ácidos grasos*. Entre los ácidos grados *saturados*, es decir, sin dobles ligaduras en la cadena carbonada, se incluyen el ácido *palmítico*: $CH_3(CH_2)_{14}$ COOH, integrante del aceite de palma (*Elaeis guineensis*) y el ácido *esteárico*: $CH_3(CH_2)_{16}$ COOH de la manteca de cacao (*Theobroma cacao*). Entre los ácidos *no saturados* se encuentra el ácido *oleico*, cuya cadena tiene 18 átomos de carbono y una sola ligadura doble, presente en muchas grasas y aceites, como en el de oliva (*Olea europaea*). El ácido *linoleico*, también con 18 átomos de carbono pero con dos dobles ligaduras, está muy difundido en los aceites y mantecas vegetales (lino: *Linum usitatissimum*; algodonero: *Gossypium hirsutum*, etcétera).

Entre los *ácidos dibásicos*, es frecuente el *oxálico* o *etanodioico*: $(COOH)_2$, sobre todo como sal cálcica, en los rafidios y drusas, o como sales solubles de potasio o sodio, lo que confiere el gusto ácido a los vinagrillos (*Oxalis*), la acedera (*Rumex acetosa*), cultivada como hortaliza, el ruibarbo (*Rheum rhaponticum*), etcétera.

El ácido *malónico* (COOH—CH_2—COOH) es frecuente como sal cálcica en las remolachas (*Beta vulgaris*) y en los cereales.

El ácido *succínico* (COOH—CH_2—CH_2—COOH) se halla en el jugo de muchas frutas inmaduras: uvas (*Vitis vinifera*), manzanas (*Malus domestica*), etc. y puede obtenerse por destilación seca del ámbar fósil de *Pinites succinifer*.

Los *hidroxiácidos* tienen en su molécula las funciones $COOH^-$ y HO^-. El ácido *glicólico* (CH_2OH—COOH) se puede hallar en las uvas inmaduras, en el tomate (*Lycopersicum esculentum*), en la alfalfa (*Medicago sativa*), etcétera.

Es importante el ácido *láctico* (CH_3—CH.OH—COOH) producido por el grupo de las bacterias lácticas, que encuentran empleo en la industria alimentaria: fabricación del yogur, elaboración de aceitunas en conserva, etc., así como en la preparación de los ensilajes forrajeros que, en razón de su acidez, impiden la descomposición bacteriana posibilitando una conservación prolongada (hasta 20 años o más) sin grandes pérdidas de valor nutritivo.

El ácido *málico* (COOH—CH.OH—CH_2.COOH) es frecuente de hallar en las frutas inmaduras y en las hojas de numerosas plantas.

El ácido *tartárico* (COOH—CH.OH—CH.OH—COOH) se halla en el jugo de uvas (*Vitis*) y de ananás (*Ananas comosus*). Industrialmente se lo obtiene como cristales que se depositan en las cubas donde se fermenta el mosto de las uvas para obtener el vino.

El ácido *cítrico* se encuentra libre en el jugo de frutas pertenecientes a diversas especies del género *Citrus* (naranja, pomelo, limón, etcétera). Es un ácido tribásico cuya fórmula es:

```
CH2 ——— COOH
 |
HC  ——— COOH
 |
CH2 ——— COOH
```

También se lo halla como sal cálcica en papas (*Solanum tuberosum*) y remolachas (*Beta vulgaris*). Comercialmente, puede obtenerse a partir de limones inmaduros o por fermentaciones especiales. Es un producto que tiene numerosas aplicaciones: preparación de sales de frutas, industria de la conservación de hortalizas, etcétera.

Todos estos ácidos son productos intermedios de las cadenas respiratorias. También parecen intervenir en la regulación de la concentración de los iones básicos.

Los distintos ácidos pueden ser oxidados a azúcares, pero las temperaturas óptimas para el proceso varían según el ácido de que se trate. Por esta razón, las frutas cítricas requieren altas temperaturas para madurar y endulzar y se cultivan en climas cálidos, en tanto que las uvas, que contienen ácido tartárico, maduran con temperaturas más bajas y requieren temperaturas aún menores las peras y manzanas que, por lo tanto, se pueden cultivar en regiones templado-frías.

Alcoholes

Se caracterizan por poseer el grupo HO^-. En las plantas son poco frecuentes en estado libre, pero algunos están muy difundidos combinados formando grasas, aceites y ceras. Los alcoholes se combinan con los ácidos para dar *ésteres*.

El alcohol más sencillo es el *metílico* (CH_3OH), obtenido como subproducto de la destilación seca de la madera junto con ácido acético y acetona, constituyendo el ácido *piroleñoso*, del cual puede separarse por destilación fraccionada. Es un solvente tóxico que se comercializa con el nombre de *alcohol de lustrar*.

El alcohol *etílico* o *etanol* (CH_3—CH_2OH) se obtiene por la acción de las levaduras sobre los monosacáridos. Es el alcohol que se halla en bebidas tales como el vino, cerveza, sidra, etcétera.

Entre los alcoholes polihídricos se encuentra el *glicerol, glicerina* o *propanotriol*:

```
CH2OH
 |
CH.OH
 |
CH2OH
```

constituyente, junto con los ácidos grasos, de las sustancias grasas o lípidos.

Algunos alcoholes superiores pueden aparecer como sustancias de reserva. El *maná*, que es la savia seca del arbusto del maná (*Fraxinus ornus*), está formado por *manitol* ($CH_2OH.(CHOH)_4.CH_2OH$) y tiene sabor dulce.

El *sorbitol* se halla muy difundido en los frutos de las *rosáceas.*

Lípidos

Generalmente son triésteres de la glicerina con ácidos grasos. Según su punto de fusión, se clasifican en *mantecas* (P.F.: 30° C), donde predominan los ácidos grasos saturados, y *aceites* (P.F.: 6° C) con ácidos grados no saturados. Cuando se saturan estos ácidos grasos mediante la ruptura de las dobles ligaduras, por hidrogenación industrial, se obtienen mantecas que se conocen como "margarinas vegetales".

Los aceites más comunes se obtienen por prensado o extracción con solventes de las siguientes plantas: olivo (*Olea europaea*), del mesocarpio de la aceituna; de maní (*Arachis hypogaea*) en el embrión; de ricino (*Ricinus communis*) en el endosperma; de coco (*Cocos nucifera*) del endosperma sólido que, desecado, se comercializa como *copra*; de girasol (*Helianthus annuus*) a partir del embrión, de lino (*Linum usitatissimum*), etcétera.

La manteca vegetal más conocida es la de cacao (*Theobroma cacao*), obtenida del endosperma de sus semillas.

Ceras

Son sustancias comlejas, ésteres de ácidos grasos superiores —con 24 a 34 átomos de carbono— con un alcohol alifático superior. Las ceras forman capas protectoras "cristalizando" en forma de bastoncitos, escamas, etc., revistiendo la epidermis de hojas, tallos y frutos (recuérdese la *pruina* que reviste a las manzanas, ciruelas, uvas, etc.), evitando la pérdida de agua, el ataque de hongos, etcétera. Algunas de estas ceras tienen gran importancia comercial, como la *cera carnauba*, obtenida de la palmera brasileña *Copernicia cerifera*, gravemente amenazada por la tala irracional, y con la cual se fabrican barnices, lustres, pomadas para cueros, velas, etcétera. Semejante a la anterior, es la cera de rafia (*Raphia ruffia*), y también se aprovecha la cera del tallo de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), de donde se extrae con solventes.

Lípidos complejos

Son semejantes a las grasas, pero por hidrólisis producen también compuestos fosforados o nitrogenados. Forman parte de las membranas biológicas, descritas en el capítulo II.

Los *fosfolípidos* se hallan en las semillas de soja (*Glycine max*) y en los granos de maíz (*Zea mays*).

Los *galactolípidos* dan por hidrólisis galactosa, ácidos grasos y bases. Forman la sustancia de reserva de muchos hongos, algunos comestibles, como los *champignons* (*Agaricus*).

La *cutina* y *suberina* también se consideran como sustancias grasas. Ambas son químicamente semejantes y muy complejas, interviniendo en sus moléculas ácidos grasos carboxílicos superiores unidos a ácidos dicarboxílicos.

La *cutina*, formadora de la *cutícula*, es insoluble en solventes orgánicos. La *suberina* impregna e impermeabiliza las paredes de las células que forman el *súber* o *corcho.*

Glucósidos

Son sustancias cristalinas, de sabor amargo, generalmente solubles y que, por hidrólisis con ácidos, producen un hidrato de carbono —por lo general *glucosa*— y otra sustancia, no azúcar, a la que se llama *aglucona*. Los glucósidos se pueden clasificar según sean las *agluconas* producidas en su hidrólisis.

En las plantas, los glucósidos existen en algunas células mientras que las enzimas que los hidrolizan se hallan en otras células del mismo tejido. De este modo, la hidrólisis sólo se lleva a cabo después de la ruptura de las paredes celulares, durante la germinación, etcétera.

Existen *glucósidos cianogenéticos*, que por hidrólisis dan ácido cianhídrico (CNH), compuesto altamente tóxico y con olor característico a almendras amargas. Muchas plantas que poseen estos glucósidos resultan tóxicas para el ganado cuando la ingesta es excesiva. Uno de estos glucósidos es la dhurrina, que se halla en cantidades variables en distintas especies de sorgos (*Sorghum*) y a ello deben su peligrosidad estas plantas cuando la hacienda no se maneja en forma adecuada. Son especialmente peligrosas las plantas jóvenes y aquellas que rebrotan vigorosamente después de una sequía. También merecen mencionarse la *amigdalina*, que se halla en las almendras amargas (*Prunus amygdalus* var. *amara*) y en las semillas del duraznero (*Prunus persica*) y del damasco (*Prunus armeniaca*); y la *faseolunatina*, que se encuentra en las semillas pigmentadas del poroto manteca (*Phaseolus lunatus*) y en las plántulas de lino (*Linum usitatissimum*).

Entre los *glucósidos sulfurados*, que por hidrólisis producen *aceite de mostaza* (grupo *isotiocianato*: $-N{=}C{=}S$), de olor característico, se hallan la *sinigrina* y la *sinalbina* de las semillas de las mostazas negra y blanca (*Brassica nigra* y *B. alba*). También hay productos similares, y que le dan su sabor especial, en los berros de tierra (*Lepidium sativum* y *Barbarea verna*) y de agua (*Rorippa*), siendo todas estas plantas pertenecientes a la familia de las *crucíferas*. La enzima que hidroliza a estos glucósidos es la *mirosina.*

Las *saponinas* son glucósidos que producen espuma en contacto con el agua (actúan como detergentes) y la mayoría de ellas resultan tóxicas para los

animales de sangre fría. Pueden usarse como sustitutos del jabón las raíces de la hierba jabonera (*Saponaria officinalis*), los tallos del palón jabón (*Sapindus saponaria*) o del quillay de Chile (*Quillaja saponaria*). Algunas saponinas actúan sobre la contractilidad y el ritmo cardíaco y, por tal motivo, tienen aplicación en medicina, como la *digitalina*, obtenida de las hojas de la dedalera (*Digitalis purpurea*). Algunas saponinas son muy tóxicas y fueron usadas para envenenar flechas (*estrofantina* de *Strophantus*) o como raticidas (*scilarina*, del bulbo de la cebolla albarrana: *Urginea maritima*).

Entre los *glucósidos aromáticos*, que tienen en su molécula un grupo fenólico, se encuentra la *cumarina*, común en el heno de algunos tréboles de olor (*Melilotus*). Cuando estas plantas se henifican demasiado tiernas y son consumidas en cantidad, se puede hidrolizar el glucósido dando *dicumarol*, que es una sustancia hemolítica que puede producir la muerte de los animales por hemorragia. Esta propiedad se aplica en la elaboración de cebos tóxicos para los roedores.

También muchos *taninos* son *glucósidos*, aunque no todas estas sustancias contienen residuos de azúcares. Los taninos son productos complejos, amorfos, que dan coloides astringentes, capaces de precipitar y desnaturalizar a las proteínas, por lo cual se los emplea como antisépticos y curtientes.

Se obtienen taninos de buena calidad de la madera de los quebrachos (*Schinopsis*), habiendo sido Argentina el primer exportador mundial de este producto. Puede también obtenerse de la corteza del cebil (*Parapiptadenia macrocarpa*) y del aromo (*Acacia mollisima*) así como de los frutos de tara (*Cesalpinia spinosa*) y de guayacán (*Cesalpinia paraguariensis*) y de la corteza de diversas especies africanas del género *Mimosa*.

Cuando los taninos se oxidan dan los *flobafenos*, que comunican a los tejidos muertos un típico color castaño (duramen de la madera).

También son glucósidos algunos *pigmentos hidrosolubles* frecuentes en las plantas, sobre todo dando color a las flores. Estos se hallan en el jugo celular y, a menudo, sus colores cambian al variar el pH. Las *antocianinas* son rojas en medio ácido, púrpura en medio neutro y azules en medio alcalino. Si una rosa roja se coloca en un recipiente cerrado en contacto con vapores de amoníaco, virará en pocos minutos a un color azul muy oscuro, casi negro. Si los capítulos azules de la achicoria (*Cichorium intybus*) se sumergen en una solución diluida de ácido clorhídrico, virarán a un color rosado fuerte.

Las *antoxantinas*, derivadas de las *flavonas*, son incoloras en medio ácido pero viran al amarillo en medio alcalino. Las flores blancas del algodonero (*Gossypium hirsutum*) o las espatas de las calas (*Zantedeschia aethiopica*) viran al amarillo fuerte cuando se las mantiene bajo vapores de amoníaco. Las *antoxantinas* libres son amarillas, como en las flores del diente de león (*Taraxacum officinale*). Estas propiedades explican el cambio de color que experimentan ciertas flores con el tiempo, ya que se producen cambios en el pH del jugo vacuolar en que se hallan disueltas aquellas sustancias.

En general los *glucósidos* cumplen en la planta diversas funciones: reserva, protección, atracción por su colorido, etcétera.

Terpenos y politerpenos

Dentro de este grupo de sustancias, muy heterogéneo, se encuentran algunas que tienen gran valor económico, tales como los aceites esenciales, bálsamos y resinas, caucho, caroteno, etcétera.

En muchas de estas sustancias el constituyente fundamental es el *isopreno*: $CH_2{=}C.(CH_3).CH{=}CH_2$, que no aparece aislado sino formando sesqui, di, tri y politerpenos.

Aceites esenciales

Son mezclas de distintos terpenos y sus derivados cíclicos y acíclicos. Están muy difundidos en el reino vegetal, pero su función en las plantas no está del todo aclarada. Tienen aspecto aceitoso —de donde reciben su nombre— y perfume intenso y son producidos por diversas estructuras: pelos glandulares, glándulas, conductos especiales, etcétera. Pueden obtenerse mediante destilación por arrastre de vapor y, en el caso de las esencias más delicadas y empleadas en perfumería, por extracción con grasas animales refinadas (*enfleurage*) y posterior disolución con solventes (alcohol).

Algunos aceites esenciales son ligeramente antisépticos. Pueden mencionarse varios ejemplos de plantas que contienen esencias de gran valor económico: esencia de *Citrus*, obtenida del epicarpio, flores y hojas de distintas especies de este género; aceite de clavo, obtenido del clavo de olor (capullos de *Eugenia caryophyllata*) y usado en odontología, etc.; esencias de *Eucalyptus*, de las hojas de estas plantas; numerosos ejemplos en la familia de las *labiadas*: esencia de lavanda (*Lavandula*), de menta (*Mentha*): *pepermint*; de romero (*Rosmarinus officinalis*), de tomillo (*Thymus vulgaris*), etcétera. Muchas plantas de esta familia se cultivan como aromáticas o de condimento: albahaca (*Ocimum basilicum*), orégano (*Origanum officinalis*), salvia (*Salvia*), etcétera. Lo mismo puede decirse de muchas *umbelíferas*, como el perejil (*Petroselinum crispum*), el apio (*Apium graveolens*), el coriandro (*Coriandrum sativum*), el eneldo (*Anethum graveolens*), el hinojo (*Foeniculum*), etcétera. De la familia de las *lauráceas* se obtiene *alcanfor* de la madera, hojas, etc. de *Cinnamomum*. Se extrae, entre otras, la esencia de citronella de distintas especies del género *Cymbopogon* (*gramíneas*), llamados *pasto limón* o *lemon-grass*.

Resinas

Son sustancias transparentes, quebradizas, de gran valor económico. Están formadas por di y triterpenos y, cuando se mezclan con aceites esenciales, resultan fluidas. Como ejemplo se puede citar a la resina colofonia, obtenida a partir de algunas especies de pinos (*Pinus*). Por destilación se separa la esencia de trementina (aguarrás vegetal), quedando la colofonia como residuo seco.

Bálsamos

Son semejantes a las resinas y se obtienen haciendo incisiones en las plantas. El bálsamo del Perú se extrae del leño y corteza de *Miroxylon balsamum*. El bálsamo del Canadá, muy usado como medio de montaje en preparaciones microscópicas definitivas, se produce naturalmente en conductos esquizógenos de *Abies balsamea*.

Caucho

Se obtiene principalmente a partir del látex de *Hevea brasiliensis*. La molécula está formada por más de 500 unidades de isopreno. El caucho comercial se trata a altas temperaturas con azufre y la reacción produce moléculas ramificadas con propiedades mecánicas especiales. Este proceso se llama *vulcanización*. La *gutapercha* se obtiene del látex de varias especies de *sapotáceas*, entre las cuales se destaca el de *Palaquium gutta*, que se usa como aislante eléctrico y que tiene otras muchas aplicaciones. El chicle se obtiene del látex del árbol centroamericano *Achras zapota*.

Caroteno

Es una sustancia binaria frecuente en las hojas, flores y frutos de muchas plantas y también en algunas raíces, como las de zanahoria (*Daucus carota*), etcétera. Se halla asociado con la clorofila en los cloroplastos, donde parece actuar como un conversor de energía y protector contra las radiaciones de longitudes de onda corta. También parece intervenir en el transporte del oxígeno. El caroteno tiene importancia biológica ya que una molécula desdoblada produce dos de vitamina A. Posee numerosos isómeros, como el *licopeno*, que da color rojo a los tomates (*Lycopersicum esculentum*). Las xantofilas, ya citadas, son carotenos oxidados y son comunes en las flores, donde aparecen como pigmentos amarillos.

Sustancias cuaternarias

Son aquellas sustancias orgánicas que contienen C, H, O y N, a los cuales pueden agregarse el P y el S. Tienen gran importancia porque entre ellas se encuentran las proteínas, cuya síntesis ya fue descrita.

Aminoácidos

Son los eslabones fundamentales de las moléculas proteicas. Resultan de la unión de ácidos orgánicos, uno de cuyos átomos de hidrógeno fue sustituido por un grupo amino (NH_2^-). Según la proporción de grupos amino y ácido, se tienen distintos aminoácidos: ácidos, básicos y neutros.

Los aminoácidos raramente se hallan libres en las plantas pero pueden encontrarse en las semillas en germinación como consecuencia de la hidrólisis de sus proteínas. El más simple de los aminoácidos es la *glicocola* o *glicina*:

$$\begin{array}{l} CH_2NH_2 \\ | \\ COOH \end{array}$$

Son también aminoácidos importantes la *alanina*, el *ácido aspártico*, la *tirosina, prolina, triptófano*, etcétera. A partir de los vegetales, se pudieron aislar algo más de un centenar de aminoácidos, algunos de ellos muy poco frecuentes. Solamente algo más de una veintena se hallan regularmente en las proteínas.

En las *amidas* el grupo NH_2^- reemplaza al HO^- del grupo carboxilo ($-C\genfrac{}{}{0pt}{}{\nearrow O}{\searrow NH_2}$). Entre ellas se encuentran la *asparagina*, la *urea*, etc., frecuentes en las semillas en germinación y en las plántulas.

Enzimas

Son catalizadores biológicos específicos constituidos fundamentalmente por proteínas. Pueden hallarse miles de enzimas diferentes en cada célula viva. Se pueden clasificar por el tipo de reacción que catalizan (hidrolizantes, óxido-reductivas, etcétera). Las *enzimas* son las sustancias cuaternarias más importantes ya que posibilitan las complicadas reacciones químicas que ocurren en el protoplasma. Las enzimas suelen tener, unidas a la proteína, un grupo no proteico llamado grupo *prostético* o *coenzima* que actúa como sustancia transportadora de iones. A menudo algún metal interviene en la constitución de las enzimas (Fe, Zn, Mo, Co, etcétera). En las plantas se conoce a estos metales como *elementos traza* o *micronutrientes*.

Las enzimas pueden desnaturalizarse por el calor. Generalmente se designa a las enzimas por el nombre del sustrato sobre el cual actúan seguido por el sufijo *asa*. Así, la *maltasa* hidroliza a la *maltosa*, la *amilasa* a la *amilosa*, etcétera. Cuando una enzima cataliza una reacción en ambos sentidos, generalmente hay un pH óptimo para cada sentido. A veces el sentido de la reacción depende de los productos finales de la misma, así como de su destino ulterior.

Alcaloides

Son sustancias heterocíclicas que contienen C, H, O y N (a veces falta el O), caracterizadas por su reacción alcalina, de donde reciben el nombre, y que tienen acción farmacológica intensa. Muchos de ellos son venenos enérgicos. Son generalmente incoloros y de sabor amargo, insolubles en agua y solubles en solventes orgánicos; raramente se los halla puros en las plantas, estando

mezclados diferentes alcaloides. Generalmente los alcaloides que se encuentran en una familia o género de plantas están químicamente interrelacionados. Se los puede hallar disueltos en el jugo celular o en estado sólido en los tejidos adultos (semillas, cortezas, raíces), a veces distribuidos en todos los tejidos de la planta, que puede resultar tóxica por este motivo. Los alcaloides son frecuentes en algunas familias de plantas: *papaveráceas, leguminosas, apocináceas, solanáceas, rubiáceas*, etc., y muy raros en otras: *rosáceas, gramíneas*, como también en las *criptógamas*. En los vegetales actúan como sustancias protectoras y se consideran como productos de excreción.

Los alcaloides tienen aplicación en medicina y muchos de ellos, como se verá en la lista siguiente, son de uso legal, en tanto que otros solamente pueden ser usados bajo control especializado por el grave daño que pueden causar.

Entre las raras criptógamas que contienen alcaloides se puede mencionar a *Claviceps purpurea*, hongo que produce una enfermedad en el centeno (cornezuelo del centeno) y en otras plantas. El alcaloide contenido en los esclerocios de este hongo es la *ergotina*, mezcla de alcaloides cuyo núcleo es el *ácido lisérgico*. El LSD es la dietilamida del ácido lisérgico.

Entre los alcaloides provenientes de las fanerógamas es muy conocido el *opio* extraído de la amapola (*Papaver somniferum*). Esta sustancia es una mezcla de una veintena de alcaloides contenidos en el látex de la planta, entre los cuales se hallan la *morfina*, la *codeína*, la *papaverina*, la *narcotina*, etcétera. La solución alcohólica del opio se conoce en farmacia con el nombre de *láudano*.

La *cocaína* se extrae de las hojas de la coca (*Erythroxylon coca*). En la cicuta (*Conium maculatum*) existe la *coniína*, tóxica. La *estricnina* se obtiene de *Strychnos nux-vomica* y es un veneno enérgico, lo mismo que el *curare*, extraído de *Strychnos toxifera*, empleado por los indios para envenenar flechas y hoy usado en cirugía como relajante muscular. La *atropina* se obtiene de *Atropa belladona* y la *nicotina* de la planta del tabaco (*Nicotiana tabacum*). La *cafeína* —y otros alcaloides muy semejantes— se halla en las hojas del té (*Thea sinensis*) y yerba mate (*Ilex paraguariensis*) así como en los granos de café (*Coffea arabica*). La *quinina*, muy empleada en el tratamiento del paludismo y para controlar estados febriles, se encuentra, junto con otros alcaloides, en la corteza de varias especies del género *Cinchona*, plantas americanas de la familia de las *rubiáceas*.

A continuación se mencionan otras sustancias muy importantes en biología vegetal y que pueden hallarse en concentraciones muy bajas, señalándose sobre todo la función que cumplen en las plantas.

Fitocromos

Son cromoproteínas azul verdosas que se hallan en cantidades muy pequeñas en casi todas las plantas autótrofas y que se presentan en dos formas reversibles, actuando como un conmutador biológico, según sean capaces de absorber luz roja (660 nm) o el infrarrojo lejano (730 nm). Esta última es la forma fisiológicamente activa. Muchas reacciones de los vegetales a la luz (desarrollo de plástidos, crecimiento celular, germinación, floración, etc.) tienen al fitocromo como intermediario. Se lo puede hallar en los tejidos meristemáticos y parénquimas derivados de ellos. Las múltiples reacciones biológicas en que se halla involucrado el fitocromo se estudian en fisiología vegetal.

Etileno ($CH_2=CH_2$)

Este gas, que puede ser producido por las plantas, actúa como un regulador del crecimiento y desarrollo, promueve la abscisión, la maduración de los frutos, el alargamiento celular, la inducción de la floración, la expresión del sexo, etcétera. El uso comercial del ácido *2 cloroetilfosfónico*, que produce etileno luego de ser aplicado por vía foliar, tiene gran importancia práctica porque permite el control de la floración, dormición, abscisión y maduración de los frutos, así como un aumento de la resistencia a las enfermedades de las plantas y hasta un mayor rendimiento en la producción de látex en las especies cauchíferas.

Citocininas

Son reguladores del crecimiento que tienen las propiedades químicas de las *purinas*. La *cinetina* puede obtenerse a partir de la degradación del ADN, y la *zeatina* a partir de los granos inmaduros del maíz. En las plantas las citocininas parecen ser producidas por las raíces, desde donde son traslocadas al tallo, ejerciendo varias funciones: promoción de la división celular, desarrollo de las yemas, fenómenos de tuberización (por ejemplo, en la papa: *Solanum tuberosum*), germinación de ciertas semillas y muchas otras reacciones biológicas. Se conocen sustancias que actúan como antagonistas de las *citocininas*.

Acido indolacético (AIA)

Identificado en coleóptilos de plántulas de maíz, esta sustancia promueve el alargamiento celular, induce la formación de raíces (se utiliza a menudo para producir el enraizamiento de estacas en la multiplicación de las plantas) y la transformación del ovario en fruto. También interviene en la diferenciación de los elementos vasculares, el control de la abscisión, el alargamiento de los entrenudos, etcétera.

Acido abscísico y compuestos relacionados con el mismo (ABA)

El ácido abscísico, descubierto en la década de 1960, se obtiene a partir de diversas fuentes vegetales y también se lo pudo sintetizar. Aplicado en forma exógena induce o prolonga la dormición de las yemas de muchas especies leñosas; puede inhibir la germinación, hallándoselo en muchas semillas "dormidas"; provoca la abscisión de las hojas, flores, frutos, etc.; interviene en el cierre de los estomas cuando el agua escasea y puede revertir el efecto de las sustancias promotoras del crecimiento.

Giberelinas

Constituyen un grupo muy grande de ácidos diterpénicos muy frecuentes en los tejidos vegetales. Las primeras giberelinas fueron aisladas en 1938 del hongo *Fusarium moniliforme* (= *Gibberella fujikuroi*) y hoy se conoce la estructura química de unas cuarenta giberelinas distintas. Sus moléculas pueden tener 19 ó 20 átomos de carbono. Producen una variada gama de respuestas fisiológicas: movilización de sustancias de reserva durante la germinación de las semillas, alargamiento celular y, como consecuencia de ello, de toda la planta, inducción de la floración en muchas plantas en roseta, etcétera.

Bibliografía adicional sugerida

Bonner, J. y J. E. Varner (1976): Plant Biochemistry. 3ª ed., Academic Press. N. York, 925 páginas.
Nultsch, W. (1966): Botánica general. Ed. Norma, Calí, Colombia, pp. 17-36.
Stace, C. A. (1963): A guide to subcellular botany. Longmans. Londres, pp. 1-38.
Steele, C. C. (1949): An introduction to plant biochemistry. Bell and Sons, Londres, 346 páginas.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5ª ed., Marín. Barcelona – Buenos Aires, pp. 15-18.

IV. CARACTERISTICAS DE LOS GRANDES GRUPOS DEL REINO VEGETAL

Al examinarse la diversidad de formas que se presentan en el reino vegetal, llama la atención la existencia de algunas aparentemente muy sencillas y otras muy complejas y, entre ambos extremos, una serie de grupos con caracteres intermedios, de tal modo que hacen intuir que las formas más complejas han evolucionado a partir de otras más simples. La filogenia, o sea el estudio de la derivación de unos organismos a partir de otros, es muchas veces oscura o desconocida. Para establecer el grado de parentesco entre distintos grupos es a menudo útil recurrir a la *paleobotánica*, que estudia los registros fósiles de las plantas.

De todos modos, resulta claro que, salvo excepciones que se considerarán, las formas de las plantas que poblaron la tierra por primera vez eran más sencillas que las actuales. Se considera que estas plantas antiguas eran organismos unicelulares o pluricelulares sin mayor diferenciación. En una planta vascular moderna puede haber, en cambio, varias decenas de tipos de células distintas ya que la organización ha progresado, haciéndose más acabada la *división del trabajo* y produciendo la diversidad observada.

Para algunos autores, las plantas pueden dividirse, según su nivel de organización, en tres grandes grupos: *protófitos, talófitos* y *cormófitos.*

Los *protófitos* incluyen a los vegetales unicelulares (*flagelados, bacterias* o *esquizófitas*, algunas *algas* unicelulares y ciertas *algas azul-verdosas* o *cianofíceas*) o a los pluricelulares pero cuyas células pueden disociarse originando nuevos individuos (*bacterias* como las que forman la "madre" del vinagre, algunas *cianofíceas* muy comunes de los géneros *Nostoc* y *Oscillatoria*, algas verdes como las del género *Spirogyra*, etc.) (fig. 31). A partir de este último grupo se habrían originado los *talófitos*, organismos cuyo cuerpo no posee eje caulinar con hojas, ni raíces –el cuerpo se llama *talo*– y que tampoco poseen, salvo excepciones, mayor diferenciación histológica. En este grupo se encuentran la mayoría de las *algas*, los *hongos* y los *líquenes.*

El grupo de los *cormófitos* se caracteriza por poseer un *cormo* e incluye a los helechos y a las plantas con flores. Algunos autores (Endlicher), consideran también en este grupo a las *briófitas*, es decir, a los *musgos* y *hepáticas*, aunque en este texto se las ubica en una división intermedia entre los *talófitos* y los *cormófitos.*

En los *talófitos* el talo puede adquirir formas que, externamente, lo hagan aparecer como con una notable diferenciación, como en algunas *algas pardas* y

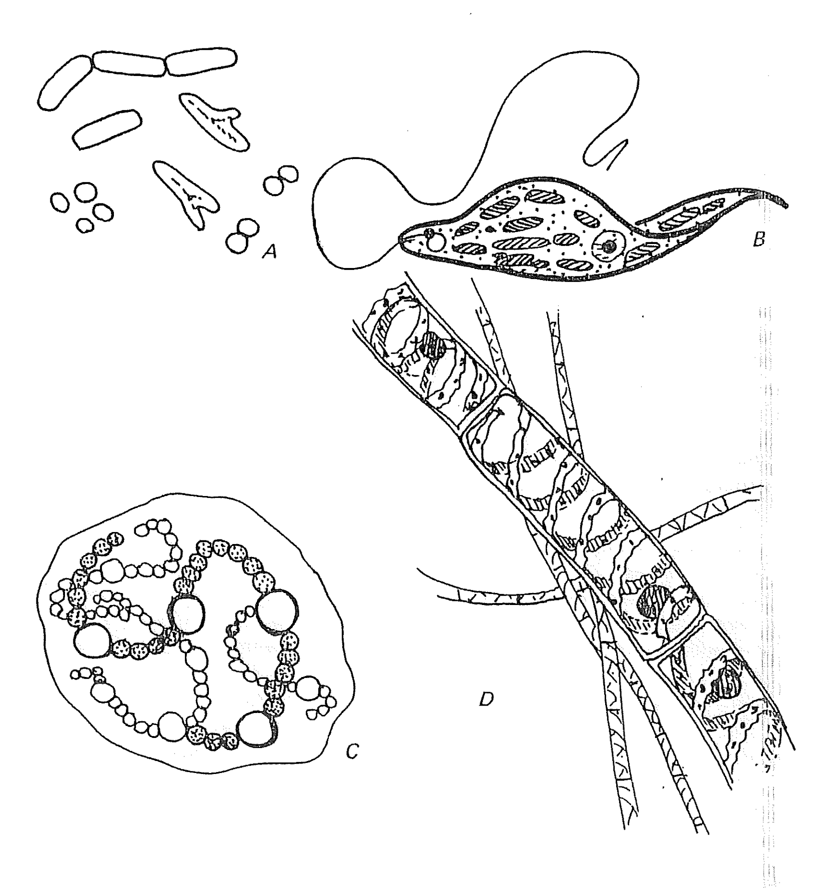


Figura 31. Protófitos. Referencias: *A*, bacterias (*Rhizobium*); *B*, flagelados (*Euglena*); *C*, cianofíceas (*Nostoc*); *D*, algas clorofíceas (*Spirogyra*).

rojas, ciertos *hongos*, etc. (fig. 32).

Cuando se forma un *talo* verdadero la estructura filamentosa, ramificada, plana o tridimensional del mismo depende de la posición que tome el huso mitótico al producirse la multiplicación celular. A veces la reunión de los filamentes es tan íntima que aparecen como falsos tejidos. Si la unión se produce por hinchamiento y gelatinización de las paredes celulares se forma un plecténquima (gr.: *plectos*: entrelazado), como puede verse en muchos *hongos*. Si la unión es posterior a la formación de los filamentos se produce

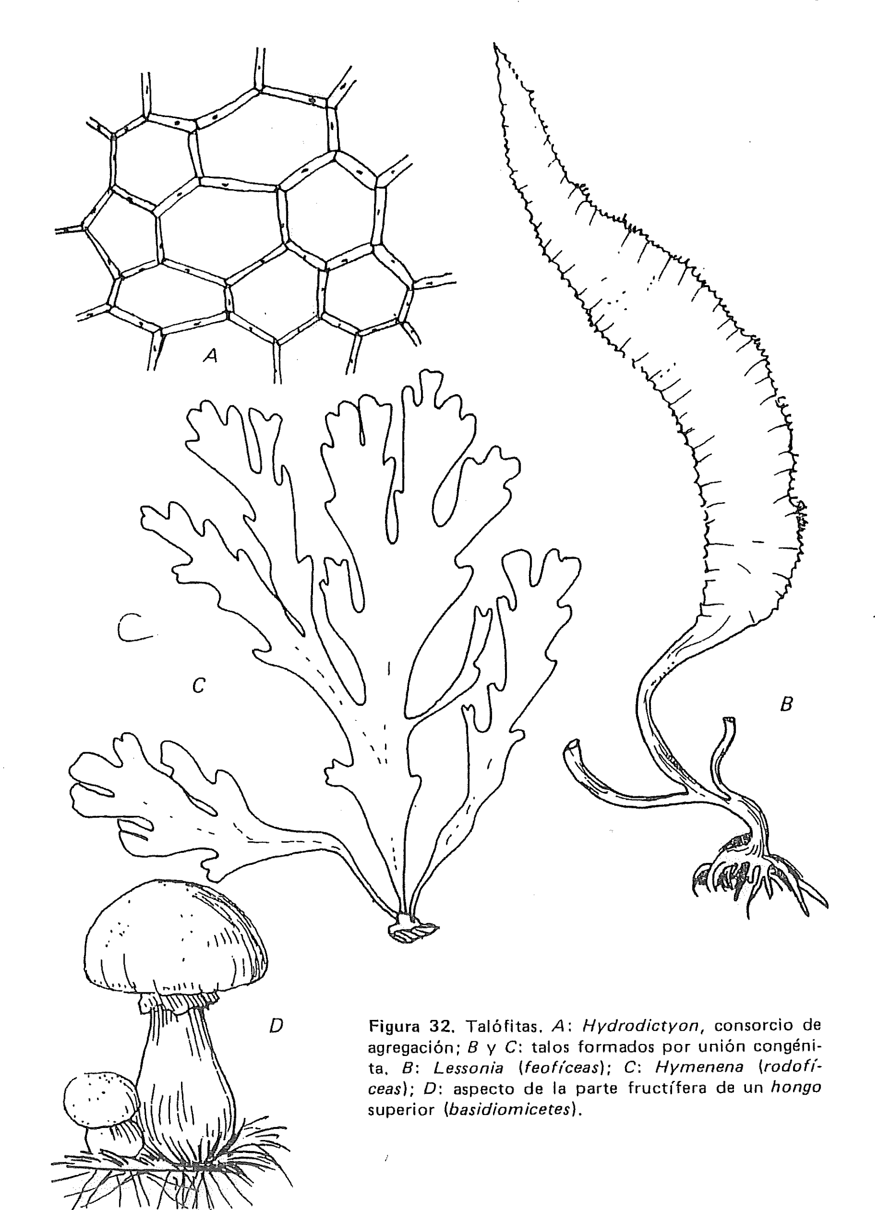


Figura 32. Talófitas. *A*: *Hydrodictyon*, consorcio de agregación; *B* y *C*: talos formados por unión congénita. *B*: *Lessonia* (*feofíceas*); *C*: *Hymenena* (*rodofíceas*); *D*: aspecto de la parte fructífera de un *hongo* superior (*basidiomicetes*).

un *seudoparénquima* que, por pérdida de agua, puede endurecerse (esclerocios del cornezuelo del centeno: *Claviceps purpurea*, etcétera).

Ciertas algas pardas marinas (*feofíceas*) tienen talos que forman verdaderos tejidos y que llegan a tener grandes dimensiones, por lo que su semejanza con los cormófitos puede ser muy grande. Algunas especies del género *Macrocystes*, comunes en la costa atlántica patagónica, llegan a medir más de 100 metros de largo.

Las formas de reproducción sexual en los talófitos presenta una extremada variación. En los grupos más primitivos el cuerpo se forma a partir de una espora haploide (*n*). En algún momento, y de modo diverso según las especies, el talo produce gametos que, por fusión, darán una cigota diploide (2 *n*). En esta cigota se produce la meyosis, dando esporas que reinician el ciclo. De este modo, casi todo el ciclo biológico de estas especies se desarrolla en la fase haploide y, por ello, se las llama *haplontes*. Son ejemplos algunas algas verdes del grupo de las *clorofíceas*, hongos *ficomicetos*, etcétera.

En otros casos, el talo haploide produce gametos, pero la cigota resultante de la unión sexual se divide mitóticamente dando talos diploides que, por su aspecto exterior, pueden ser muy parecidos a los haploides de la misma especie. En algún momento se producirá la meyosis, originándose así las esporas haploides que, a su vez, producirán nuevos gametofitos. En estos ejemplos, a una fase haploide sigue otra diploide semejante en jerarquía y por eso se designan como *diplo-haplontes*: algas *verdes*, como *Cladophora*; algas *pardas* como *Dictyota*, etcétera.

También se conocen ejemplos de talófitas diplo-haplontes en las que la mayor parte del talo pertenece a la forma diploide, esporofítica. En ellos, las esporas resultantes de la meyosis producen gametofitos reducidos, productores de gametos que, por unión sexual, darán la cigota y ésta, a su vez, producirá el esporofito, como en las algas *pardas* del género *Laminaria*. En estos casos, la fase esporofítica es la dominante, tal como ocurre en las *fanerógamas*, según se verá luego.

En algunas *feofíceas*, como en especies del género *Fucus*, las células que son producto de la meyosis actúan como si fuesen gametos, fusionándose y produciendo un talo diploide. Puede argumentarse aquí que la fase haploide está reducida a una sola célula y que estos organismos, al igual que los animales superiores, son *diplontes*. Esta opinión está en discusión y algunos autores sostienen que existe un gametofito que sería, naturalmente, unicelular.

Las *briófitas* (gr.: *brios*: musgo) son un grupo con características intermedias entre las talófitas acuáticas y los vegetales terrestres superiores e incluye a los *musgos* y a las *hepáticas*. Los *musgos*, que son las plantas más comunes del grupo, no están adaptados para soportar períodos largos de sequía y, cuando esto ocurre, se los encuentra en vida latente. Carecen de raíces (sólo poseen rizoides que los fijan al suelo) y pueden absorber el agua por toda la superficie del cuerpo. Tampoco tienen un sistema de conducción como el de las plantas superiores, de modo que nunca pueden alcanzar mayor talla y rara vez miden más que unos pocos centímetros. Estos caracteres indican que,

en muchos aspectos, no están bien adaptados a la vida terrestre y sus hábitats quedan limitados a lugares siempre húmedos, donde pueden llevar a formar turberas, como en Tierra del Fuego, las islas Malvinas, etc., o en los bosques de regiones lluviosas o muy húmedas. La figura 33 representa a la planta de

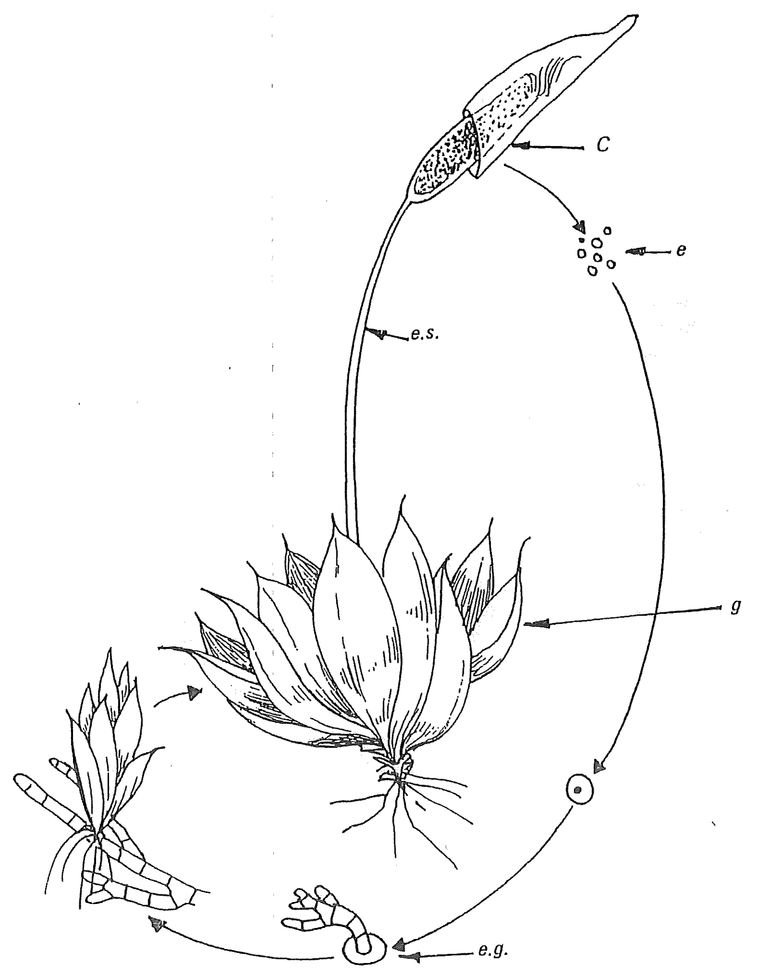


Figura 33. Ciclo biológico de los musgos (*briófitas*) muy simplificado: *C*, cápsula donde ocurre la meyosis; *e*, esporas (*n*); *e.g.*, esporas germinando; *g*, gametofito (*n*); *e.s.*, esporofito (2*n*).

musgo. La parte verde que se ve habitualmente se origina en la germinación de una espora y es, por lo tanto, haploide (gametofito) y autótrofa, ya que fotosintetiza. En ella se forman los órganos productores de los gametos (*anteridios* y *arquegonios*). La fecundación depende de la existencia de agua líquida mojando la planta. En estas condiciones, los gametos masculinos pueden nadar hacia los femeninos y, al fusionarse, formarán la cigota. Esta originará el esporofito (*2n*), que vive parasitando al gametofito. En el extremo del esporofito, que tiene la forma de un delgado filamento, se forma una cápsula en cuyo interior, por meyosis, se formarán las esporas haploides que, al ser dejadas en libertad, podrán reiniciar el ciclo.

En los *cormófitos* la economía del agua ha mejorado mediante la impermeabilización de las paredes de las células epidérmicas con cutina o, cuando hay crecimiento secundario, con la formación de peridermis parcialmente impermeabilizada con suberina. El intercambio gaseoso queda asegurado por los *estomas* y *lenticelas*. También se observan tejidos especializados para la absorción y conducción del agua y las sales minerales, así como tejidos de sostén que cumplen funciones mecánicas.

Entre los *cormófitos* se distinguen dos grupos: los *pteridófitos* (gr.: *pteris*: una especie de helecho) que incluye a los helechos, licopodios, etc., y los *espermatófitos* (gr.: *sperma*: semilla) o *fanerógamas* (gr.: *faneros*: aparente, evidente; *gamos*: unión sexual), es decir, las plantas actuales con semillas.

En los *helechos*, la generación gametofítica (*n*), al igual que en los musgos, produce una pequeña planta haploide, talosa, autótrofa: el *protalo*, en el cual se formarán también los anteridios y arquegonios, productores de los gametos masculinos y femeninos. La unión de ambos, que también requiere agua líquida ya que los espermatozoides son libres y móviles, producirá la cigota, a partir de la cual se desarrollará el esporofito, representado por la planta de helecho comúnmente conocida. Este esporofito, a diferencia del de los musgos, es fotosintetizante y, por lo tanto, autótrofo, pudiendo alcanzar tamaño arbóreo en algunas especies tropicales. En ciertos órganos especiales que aparecerán en las hojas —también llamadas *frondes*— del esporofito se producirá la meyosis, cuyo producto final serán las esporas, que podrán reiniciar el ciclo (fig. 34).

La principal diferencia con el ciclo vital de un musgo está en la mayor jerarquía que ha adquirido el esporofito que, como se dijo, es *autótrofo*.

Las *espermatófitas o fanerógamas* se dividen en dos grupos: las *gimnospermas* (gr.: *gimnos*: desnudo, descubierto), más primitivas y con óvulos y semillas descubiertos, y las *angiospermas* (gr.: *angios*: vaso, recipiente) que poseen los óvulos encerrados en un ovario y, por consiguiente, con las semillas cubiertas por los carpelos desarrollados luego de la fecundación, a veces con protecciones adicionales (receptáculo, hipsofilos) (fig. 35).

En ambos grupos los gametofitos de uno y otro sexo se hallan separados. Los femeninos están contenidos en los óvulos y son multicelulares en las *gimnospermas* y, habitualmente, formados por sólo siete células en las *angiospermas*. El gametofito femenino de las *gimnospermas* se suele llamar *protalo*.

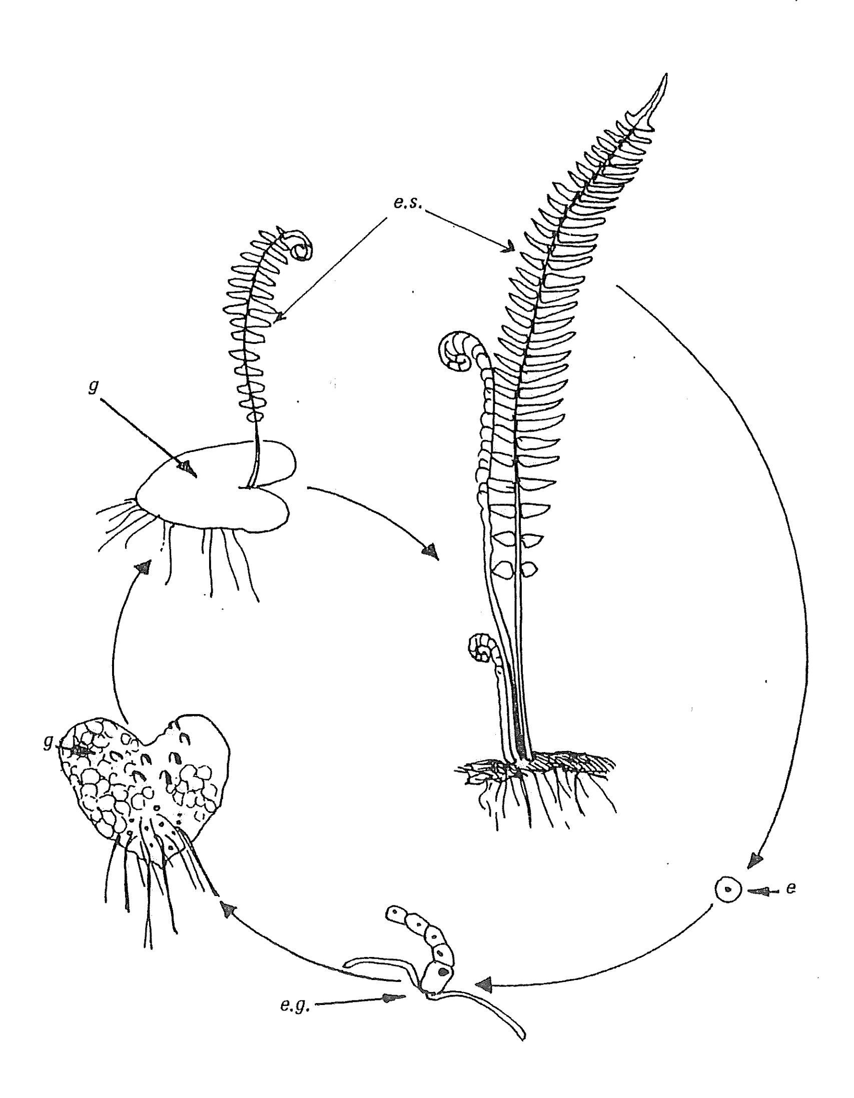
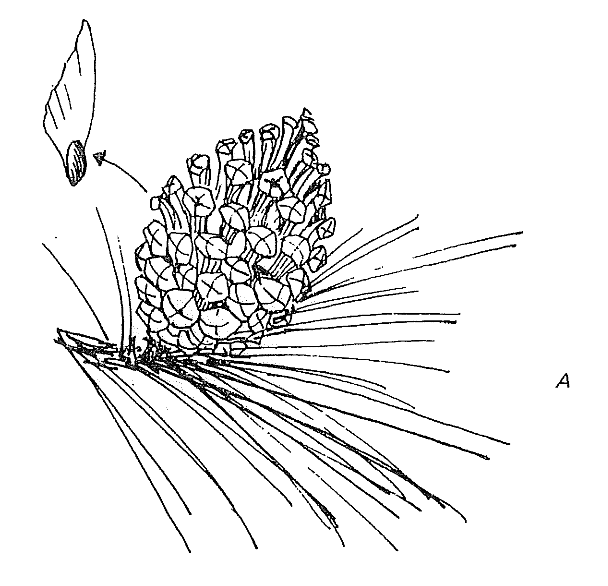


Figura 34. Ciclo biológico de los helechos (*pteridófitas*) muy simplificado. Referencias: *e.s.*, esporofito donde ocurre la meyosis; *e*, espora (*n*); *e.g.*, espora germinando; *g*, gametofito (= protalo) (*n*).



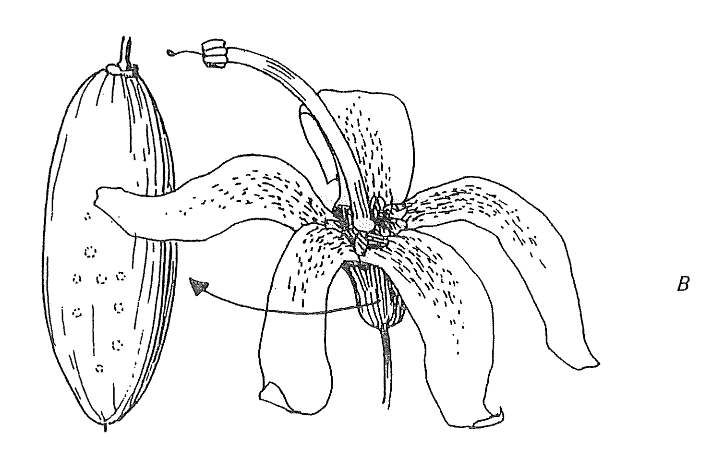


Figura 35. Espermatófitas. Referencias: *A*, estróbilo (piña) de una *gimnosperma* (pino: *Pinus*); *B*, flor y fruto de una *angiosperma* (palo borracho: *Chorisia speciosa*).

El correspondiente a las *angiospermas* se denomina *saco embrionario*, aunque ambos nombres se pueden aplicar a los dos gametofitos. El gametofito masculino está contenido en el grano de polen, producido por el estambre, y es aún más reducido que el femenino correspondiente. En las *gimnospermas* consta de unas pocas células y en las *angiospermas*, por lo regular, de solamente dos.

En las *espermatófitas* o *fanerógamas* el gametofito se vuelve dependiente (parásito) del esporofito y, en la mayoría de los casos, tal como se señaló, queda reducido a unas pocas células. Todo lo que puede observarse a simple vista en un pino (*Pinus*) o en un álamo (*Populus*) corresponde al esporofito diploide. Además, la fecundación se ha vuelto independiente de la presencia del agua líquida, ya que los gametos masculinos son transferidos dentro de la protección del tubo polínico. Por este hecho, también se suele llamar a este grupo de plantas *embriófitas sifonógamas* (gr.: *embrios*: feto, embrión; *fitón*: planta; o sea, plantas que producen embrión y *xifos*: tubo; *gamos*: unión sexual porque los gametos masculinos están contenidos en un tubo, en este caso el polínico). Las *embriófitas asifonógamas* serían las *pteridófitas*, que producen también un embrión pero cuyos gametos masculinos nadan libremente, es decir no existe tubo polínico.

La ventaja adaptativa que significa la independencia del agua líquida y libre permitió a las espermatófitas la ocupación de hábitats vedados a la mayoría de los grupos examinados anteriormente. Otra ventaja que podría resultar de la preponderancia de la parte esporofítica consiste en que, en los individuos diploides, puede ser tolerada la presencia de genes letales recesivos frente al gene normal dominante. Si el gene letal se hallase en un individuo haploide se produciría la muerte del portador.

Como se verá al tratarse de la reproducción, una de las diferencias fundamentales entre las *gimnospermas* y *angiospermas* está en el proceso de la fecundación: las primeras tienen fecundación *simple* y las *angiospermas* fecundación *doble*, originándose un *embrión* y, además, sustancias de reserva de origen sexual (*endosperma*). En las semillas de las *gimnospermas* los tejidos de reserva son de origen exclusivamente *materno*.

Algunos *cormófitos* son aparentemente simples, pudiendo hacer pensar que se trata de organismos primitivos. Esto se debe a que algunos grupos se han simplificado por regresión, es decir, la forma aparentemente primitiva es derivada y resulta consecuencia de la adaptación a hábitats o modos de vida muy especiales.

Existen varios ejemplos de *fanerógamas* parásitas cuya parte vegetativa resulta talosa, como el micelio de un hongo entre los tejidos del huésped. El carácter de planta superior sólo se pondrá de manifiesto cuando aparezcan las flores, normalmente muy distintas a las de la planta parasitada. Puede mencionarse como ejemplo a diversas especies del género *Pilostyles*, comunes en la República Argentina sobre distintas especies de *leguminosas* del género *Adesmia*.

También en algunas plantas acuáticas el cuerpo puede presentar un aspec-

to tal que, cuando no están florecidas, pueden llegar a confundirse con ciertas algas. En las cataratas del Iguazú crecen *podostemonáceas* muy parecidas a ciertas algas marinas. Sin embargo, este grupo de plantas está relacionado con el orden de las *rosales* al que pertenecen, entre otras, las familias de las *crasuláceas, rosáceas*, etcétera. En las lentejas de agua (*lemnáceas*) el cuerpo vegetativo se reduce a pequeñas "hojas" y hasta pueden carecer de raíces. Sólo las diminutas flores que producen ocasionalmente permiten conocer su posición sistemática.

En este breve resumen se pretende hacer resaltar las homologías entre los distintos gametofitos y esporofitos en los grandes grupos del reino vegetal, haciendo notar la tendencia evolutiva a la reducción de la parte haploide en beneficio de la diploide.

El cuadro presentado es solamente parcial y muy resumido, pero el proceso es importante para comprender la evolución de las formas más comunes de reproducción sexual en el reino vegetal.

Bibliografía adicional sugerida

Cocucci, A. E. y A. T. Hunziker (1976): Los ciclos biológicos en el reino vegetal. Acad. Nac. Ciencias. Córdoba, 102 páginas. (Apartado de la Rev. de la Univ. Nac. de Córdoba; 2a. serie; año XIV, Nº 1-5, 1973-74-75).

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2º ed., Labor. Barcelona — Buenos Aires, pp. 113-125 y 375-388.

Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5º ed., Marín. Barcelona — Buenos Aires, pp. 44-59.

Villee, C. A. (1965): Biología. EUDEBA. Buenos Aires, pp. 191-209.

V. HISTOLOGIA[1]

Meristemas

Todos los tejidos que componen el cuerpo de la planta se originan en diversos *meristemas*. Se llama *meristema* (gr.: *meros*: dividir) a todo tejido vegetal cuyas células crecen y se multiplican. También se puede definir a los meristemas, sobre todo en las plantas con tejidos especializados, como aquellas regiones más o menos definidas en que ocurren divisiones celulares. Teniendo en cuenta también que el crecimiento de un organismo consiste principalmente en un aumento del volumen celular, puede decirse que los meristemas cumplen una función doble: algunas de sus células forman nuevos grupos celulares que podrán diferenciarse posteriormente, en tanto que otras permanecen meristemáticas. A estas últimas se las llama *células iniciales*; a las demás, *células derivadas*. Debe tenerse en cuenta que esta división es un tanto arbitraria ya que pueden encontrarse todas las formas de transición entre unas y otras.

El concepto de células *iniciales y derivadas* es muy útil, sobre todo en la descripción de la organización de los ápices caulinares y radicales. A partir de las células *derivadas*, y por diferenciación de las mismas, se originarán los demás tipos especiales de células y de tejidos.

Las células meristemáticas típicas se caracterizan por ser más o menos isodiamétricas, poliédricas, prácticamente sin meatos (espacios intercelulares) o con meatos muy pequeños, con paredes celulares muy delgadas, pobres en celulosa y ricas en protopectina, con citoplasma muy activo, de vacuolización variable y con núcleos celulares grandes. Esto significa que poseen todas las características de las células embrionales. También es cierto que algunos meristemas que se estudiarán, como el *cámbium*, presentan células diferentes, con algunas características adultas: alargadas o más o menos isodiamétricas, con gruesas paredes primarias, gran vacuolización, núcleo relativamente pequeño y orgánulos bien formados.

Los tejidos meristemáticos son muy delicados y parecen ser los receptores de varios estímulos. Cuando una planta resultó afectada por una carencia de agua, aunque sea en grado apenas perceptible, sus meristemas sufren un daño irreversible. Por este motivo, en los lugares donde es posible disponer de riego,

[1] Ver signos convencionales de Metcalfe y Chalk, en el apéndice II, página 311.

no debe esperarse a la marchitez incipiente de las plantas para suministrarles el agua necesaria. Por otra parte, la capacidad de los tejidos meristemáticos para la regeneración de todo un individuo (totipotencia), ha posibilitado el cultivo *in vitro* de los meristemas apicales del tallo de muchas plantas (cultivo de *mericlones*), como modo de multiplicación agámica y como técnica muy útil para eliminar muchos virus en clones valiosos de plantas cultivadas, ya que estos "microorganismos" no suelen invadir estos tejidos.

Los tejidos meristemáticos se clasifican por su posición en el cuerpo de las plantas (fig. 36). Los meristemas *apicales* se hallan en los extremos de las raíces y tallos —incluida la extremidad caulinar de las yemas axilares— y, a partir de ellos, se produce el cuerpo primario de la planta. La mayoría de las *dicotiledóneas* anuales pequeñas y la casi totalidad de las *monocotiledóneas* forman todo su cuerpo a partir de meristemas apicales primarios.

Los *meristemas laterales*, llamados *cámbium* y *felógeno*, aparecen como tales en ciertos tejidos ya algo diferenciados. El *felógeno*, que originará la *peridermis*, puede formarse en la corteza así como en el floema no funcional, tal como se verá más adelante. El *cámbium*, al menos en parte, puede originarse de remanentes de los meristemas apicales, lo que equivale a decir que su origen no es totalmente secundario. Ambos meristemas laterales son responsables del crecimiento en grosor del cuerpo vegetal.

Los meristemas *intercalares* se hallan entre tejidos ya adultos y están formados por porciones de los meristemas apicales que se separaron del ápice durante la ontogenia del vástago. Como las regiones más maduras corresponden a los nudos, los meristemas intercalares se hallan en el entrenudo y próximos a la región nodal y, en la mayoría de los casos, en la parte basal del internodio. También, y sobre todo en las *gramíneas*, suelen hallarse en las bases foliares y en la base de la "lámina" cerca de su unión con la vaina. La función de estos meristemas, cuya duración generalmente es limitada, es la de alargamiento de los entrenudos y también pueden servir para reconstruir la "lámina" foliar cuando ésta fue parcialmente destruida. Cuando el crecimiento intercalar ha terminado, las células de estos meristemas se transforman en tejidos adultos. Otros meristemas *intercalares* se hallan en los entrenudos de las plantas cuyas hojas basales se disponen en roseta, como en el llantén (*Plantago*), muchos cardos (*Cirsium, Carduus*, etc.), la lechuga (*Lactuca sativa*), etcétera.

También se reconocen los *meristemoides*, agrupaciones de unas pocas células en división que se ubican entre las células ya diferenciadas de ciertos tejidos. Ejemplos de éstos se tienen en las células que originarán los estomas, las que forman pelos y otras emergencias, etcétera.

Todos los meristemas pueden presentar períodos de gran actividad seguidos de otros en que ésta es prácticamente nula, sobre todo en la época invernal, con grandes sequías, etcétera.

La actividad del meristema apical del tallo, por ejemplo, puede ser profundamente afectada por las condiciones ambientales (temperatura, longitud del día, etcétera). Es fácil observar el fenómeno que se produce en algunas plan-

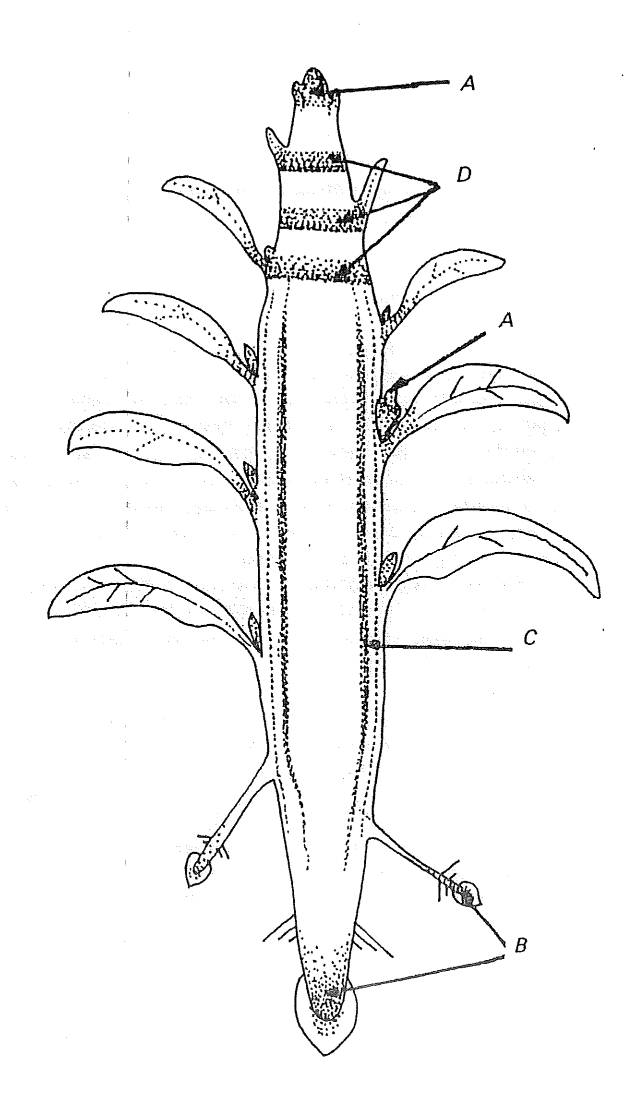


Figura 36. Posición de los tejidos meristemáticos (zonas punteadas). Referencias: *A*, meristemas apicales del tallo; *B*, meristemas apicales de la raíz; *C*, meristemas laterales (*cámbium* y *felógeno*); *D*, meristemas intercalares.

tas, como el paraíso (*Melia azedarach*), o el plátano (*Platanus acerifolia*) que crecen bajo las lámparas de iluminación de las calles y cuyos meristemas apicales continúan produciendo hojas cuando las demás plantas de la misma especie y que no resultan bien iluminadas por la noche ya han perdido la casi totalidad del follaje.

Los tejidos meristemáticos, en razón de su gran diversidad, actividad y continua transformación, presentan dificultades para su estudio y clasificación. Para el caso de los meristemas apicales, se propusieron diversas teorías acerca de su organización, algunas de las cuales se resumirán a continuación.

Meristemas apicales

Estos meristemas, ubicados en las regiones de crecimiento primario, se hallan en los extremos (ápices) de tallos y raíces y, a menudo, también en las hojas. Debido a su actividad, se produce el crecimiento longitudinal de estos órganos, elaborándose al mismo tiempo el cuerpo primario de la planta. La iniciación de este crecimiento bipolar de las fanerógamas comienza tempranamente al formarse el embrión y continúa, en muchos casos, hasta la muerte de la planta. La causa de esta actividad reside en una o varias células, llamadas *células iniciales*, cuyo número, posición y tipos de división varían según las especies y órganos de que se trate.

En las plantas vasculares se puede hallar una única célula apical, tanto en el tallo como en la raíz, solamente en las *pteridófitas* (*Equisetum*, la mayoría de los *helechos*, etcétera). En los demás grupos vegetales superiores (*espermatófitas*), puede haber uno o varios grupos de células iniciales, según sea el taxón considerado.

Como es difícil distinguir las células iniciales y sus derivadas más próximas, no es sencillo establecer con precisión los límites entre ellas. Gran parte de los conocimientos que se tienen fueron consecuencia del estudio de anormalidades llamadas *quimeras*, fenómeno que puede ser provocado tratando a los ápices con colchicina e induciéndose así la poliploidía. Si el fenómeno afecta a una célula inicial, o a distintas células iniciales, sus núcleos serán más grandes que los de las células vecinas y, por lo tanto, pueden conocerse sus células derivadas, que también tendrán núcleos poliploides, estableciéndose así cuál fue el origen de las mismas y las relaciones de parentesco con la o las células iniciales.

Organización del ápice caulinar

En 1759, K. F. Wolff ya había señalado la importancia del ápice vegetativo en la ontogenia del vástago y Nägelli, en 1844, propone una explicación sobre el origen del mismo a partir de una única célula apical. Como ya se señaló, esto es así solamente para grupos inferiores (*pteridófitas*). En 1868,

Hanstein expuso su *teoría de los histógenos*, que atribuye a distintas capas de iniciales el origen de los diferentes tejidos. Un *histógeno* sería, como su nombre lo indica, un meristema *generador de cierto tipo especial de tejido*. Estos *histógenos* derivarían de distintas células iniciales (*promeristemas*) ubicadas en los ápices. Según este autor, la capa más externa (*dermatógeno*) sería la encargada de producir los diversos tejidos epidérmicos. Le siguen una o más capas más internas (*periblema*) que originarán la corteza y, más internamente, se ubicará el *pleroma*, que producirá el cilindro central con los tejidos vasculares. Esta teoría ocasionó controversias, ya que la distinción entre los histógenos no siempre es posible, como tampoco es clara la función de cada uno de ellos en cuanto a una delimitación neta de los tejidos que cada uno puede originar. Esta teoría se aplica actualmente con mayor propiedad al estudio de los ápices de raíces.

En 1924, Schmidt propuso la *teoría túnica-corpus*, aplicable solamente al ápice caulinar. Según la misma, se distinguen la o las *túnicas*, y el *corpus*, principalmente por el sentido en que ocurren las divisiones celulares. En las *túnicas* las divisiones son *anticlinales* (gr.: *anti*: en contra; *clinos*: inclinar) es decir, según un plano perpendicular a la superficie del órgano) (fig. 37). Por ser éste el sentido principal de división celular, estas capas crecen en *extensión*. En el *corpus* se producen divisiones *anticlinales*, *periclinales* (gr.: *peri*: alrededor, en torno) o sea según un plano paralelo a la superficie del órgano, y también divisiones *oblicuas*, por lo que el resultado final es el aumento del *volumen* del cuerpo.

Cuando las iniciales son superficiales en ellas se dan los dos primeros tipos de divisiones (fig. 38 *A*) y no hay, por lo tanto, una distinción clara entre *túnica* y *corpus*. Cuando las iniciales forman varias capas, las exteriores sufren divisiones anticlinales y dan lugar a una o más *túnicas*, en tanto que las más internas, que se dividen siguiendo varios planos, formarán el *corpus* (fig. 38

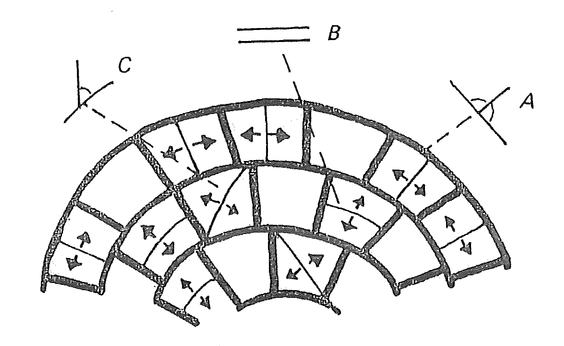


Figura 37. Distintos sentidos en que pueden ocurrir las divisiones celulares. Referencias: *A*, división anticlinal; *B*, periclinal; *C*, oblicua.

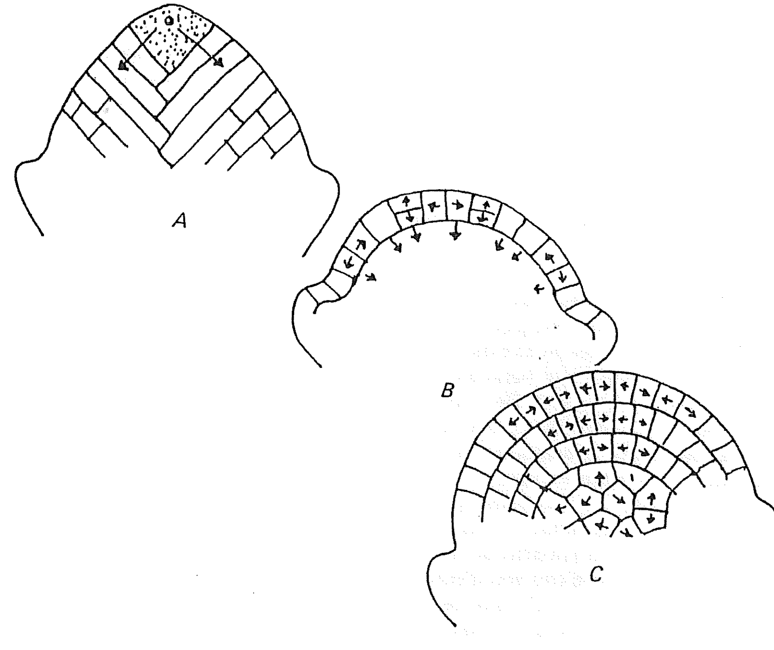


Figura 38. Posición y planos de división de las células iniciales caulinares. Referencias: *A*, inicial única; *B*, varias iniciales superficiales; *C*, iniciales en varios grupos: las más externas (*túnicas*) mostrando divisiones anticlinales. El grupo más interno con células que se dividen en distintos planos para originar el *corpus*.

C). De este modo, túnicas y corpus tienen orígenes independientes. Entre estos dos casos límite hay varios patrones de transición en los que la separación de *túnica* y *corpus* puede no ser clara.

Distintos tipos de ápices caulinares

La organización de los meristemas apicales, en líneas generales, es característica de cada grupo de plantas y, a medida que se avanza en la escala evolutiva, su complejidad va aumentando.

El tipo más primitivo posee ápices con iniciales superficiales indefinidas en las que no hay distinción entre *túnica* y *corpus* (*pteridófitas, cicadáceas*).

Un principio de distinción entre *túnica* y *corpus* puede notarse en las *coníferas* más primitivas, como los abetos (*Abies*) y pinos (*Pinus*) (fig. 38 *B*). En otras *coníferas* más avanzadas, la organización apical es algo más complicada. En las *angiospermas*, la separación es más definida y la *túnica* y el *corpus* se distinguen con relativa facilidad (fig. 38 *C*). Las *túnicas* pueden ser más de una (generalmente dos o tres). En las *dicotiledóneas* son frecuentes varias capas, en tanto que en las *gramíneas* hay una sola *túnica*. La estructura del *corpus* también puede ser variable. Durante la ontogenia, se diferencian en el meristema apical del tallo ciertas regiones cuyas células se alargan considerablemente para originar los elementos de conducción del floema y del xilema. A estos meristemas, que deben considerarse como *histógenos* porque van a producir los tejidos vasculares, se los conoce como *bandas procambiales* o *procámbium* y su actividad originará los *hacecillos*.

Apice radical

El ápice de las raíces tiene una organización más sencilla que el correspondiente al tallo, ya que no posee primordios foliares ni hay tampoco nudos y entrenudos, pero presenta la complicación relativa a la presencia de la *caliptra, cofia* o *pilorriza*, estructura protectora del meristema, de origen variable según los grupos taxonómicos donde se la halle. La *cofia* es producida por las mismas células iniciales que intervienen en la formación del resto del ápice radical, con excepción de las *monocotiledóneas*, en las que se origina a partir de iniciales propias e independientes.

La zona meristemática en las raíces es más corta que la del tallo y está ubicada en los dos primeros milímetros subyacentes a la cofia (fig. 39), de modo que la posición de las células iniciales es subterminal.

El número de células iniciales es variable (una o varias) y, cuando son más de una, se disponen en grupos separados. También pueden reconocerse en la raíz los mismos histógenos que en el tallo, a los cuales se agregaría, en ciertos casos, el *caliptrógeno*.

Si bien se propuso la existencia de unas pocas células iniciales, experimentos quirúrgicos relativamente recientes parecen demostrar la existencia de numerosas iniciales.

Las células del meristema apical son, por lo común, diploides, pero es frecuente hallar poliploides entre sus derivadas.

En las criptógamas vasculares (*pteridófitas*) existe una sola célula inicial a partir de la cual se originan todos los tejidos (fig. 40 *A*).

En muchas *gimnospermas* (fig. 40 *B*) se reconocen dos grupos de iniciales: las interiores forman el *pleroma*, las más externas el *periblema* y la *caliptra*. El *dermatógeno* tiene origen común con el *periblema*.

En las *angiospermas* hay tres (raramente cuatro) grupos de células iniciales. En las *dicotiledóneas* (fig. 40 *D*) el grupo distal forma la *caliptra* y el *dermatógeno*, que tendrían origen común; el grupo medio originará el *periblema* y el más interno el *pleroma*.

En las *monocotiledóneas* (fig. 40 *C*) también hay tres grupos de iniciales pero la caliptra se forma a partir de iniciales independientes. Las iniciales

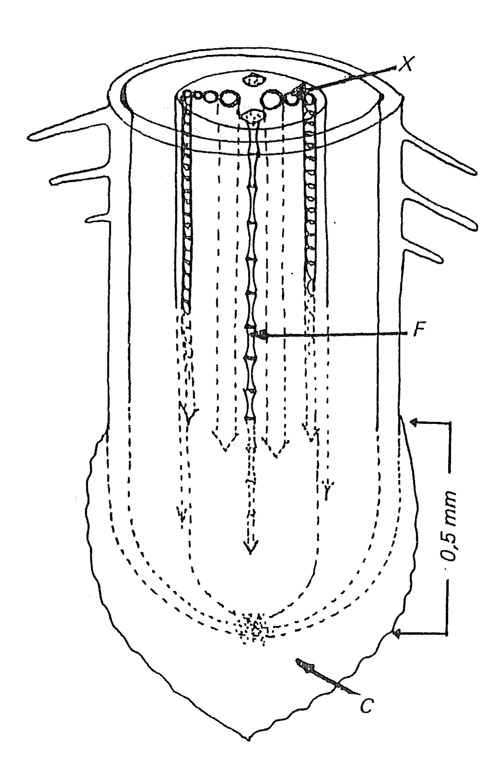


Figura 39. Esquema de un ápice radical (el segmento entre flechas señala la zona meristemática). Referencias: *X*, xilema; *F*, floema; *C*, caliptra.

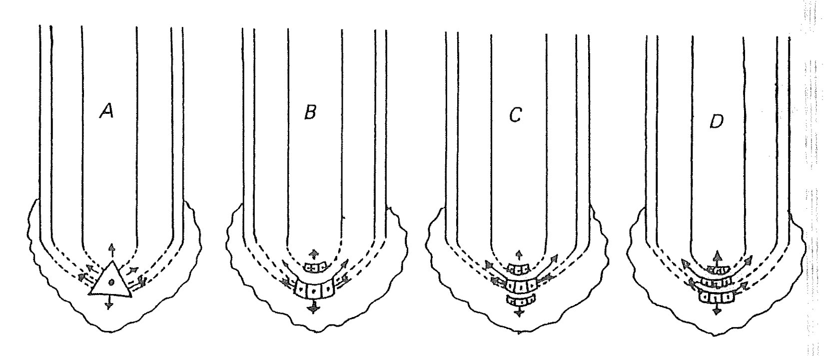


Figura 40. Distintos tipos de organización del ápice radical. Referencias: *A, pteridófitas; B, gimnospermas; C, monocotiledóneas; D, dicotiledóneas.*

medianas originarán el *dermatógeno* y *periblema* y las más internas producirán el *pleroma*.

Es raro que cada uno de los histógenos se forme a partir de células iniciales propias, pero se pueden observar casos en algunas *monocotiledóneas* acuáticas. También hay algunas variaciones de los tipos de organización del ápice radical expuestos antes pero que, por su carácter más bien excepcional o de transición, no serán descritos en este texto.

Cámbium

El *cámbium* es un meristema *lateral* que, sobre todo en las *gimnospermas* y en muchas *dicotiledóneas*, produce xilema y floema secundarios, siendo la causa del crecimiento en grosor de estas plantas. En los hacecillos, el *cámbium* se origina a partir del *procámbium* remanente que suele quedar entre el floema y el xilema. Entre los hacecillos el cámbium se forma a partir de células *parenquimáticas* (fig. 41). De este modo, el *cámbium* forma una capa continua separando al floema del xilema. En la raíz su origen es algo distinto, como se verá al estudiarse la anatomía de este órgano, pero, finalmente, su función es casi idéntica a la que cumple en el tallo.

En el tallo, y a partir de la capa cambial, se desprenden derivaciones que pueden llegar a penetrar en las hojas siguiendo el nervio medio central que, por lo tanto, puede también presentar estructura secundaria.

Las células cambiales son distintas a las de los meristemas apicales. Por sus formas se reconocen dos tipos de células iniciales: las *fusiformes* y las *radiales* (fig. 42). Las iniciales *fusiformes*, prismáticas, alargadas, originarán los elemen-

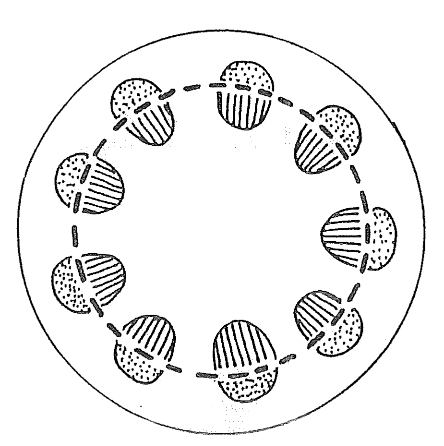


Figura 41. Región de aparición del cámbium (línea de barras): en el tallo primario de una *dicotiledónea*.

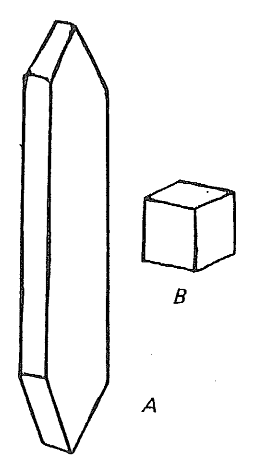


Figura 42. Esquema de las diferentes formas de las células del cámbium. Referencias: *A*, iniciales fusiformes; *B*, iniciales radiales.

tos axiales de conducción, de sostén y parenquimáticos, en tanto que las iniciales *radiales*, más o menos isodiamétricas, producirán los radios parenquimáticos.

Según la disposición que guardan entre sí las iniciales *fusiformes*, se distinguen dos tipos de cámbiumes: en el *cámbium estratificado* las iniciales aparecen con un ordenamiento tal como el que se observa en la figura 43 *A*. En el *cámbium no estratificado* no existe este ordenamiento (fig. 43 *B*). Esta disposición, variable en distintas especies, se ve reflejada sobre todo en la estructura anatómica de la madera (*xilema*).

Las divisiones de las células cambiales son principalmente periclinales aunque, para compensar el aumento de diámetro de los tallos y raíces y ajustarse así el *cámbium* al aumento de perímetro, de tanto en tanto se producen divisiones anticlinales. Lo mismo puede ocurrir cuando algunas células *fusiformes* se dividen originando nuevas células *radiales*.

Las células hijas, que derivan de la división de células cambiales, se diferencian poco a poco dando los elementos propios del xilema o del floema. Cuando se divide una célula cambial por lo menos una de las células hijas permanece meristemática, en tanto que la otra seguirá la diferenciación propia del tejido al cual se incorpora (fig. 44). Durante el período de intensa actividad cambial, sobre todo en primavera, la velocidad de división es grande y se van agregando nuevas células en estado meristemático a aquellas que aún están en vías de diferenciación. Por ello, el cámbium parece estar formado por varias capas de células iniciales aunque, en rigor, solamente una de ellas está constituida por verdaderas iniciales, pero debe reconocerse que éstas son muy difíciles de ubicar. Basándose en este hecho, algunos autores consideran que el cámbium está formado por las células iniciales propiamente dichas y por sus derivadas inmediatas aún no diferenciadas.

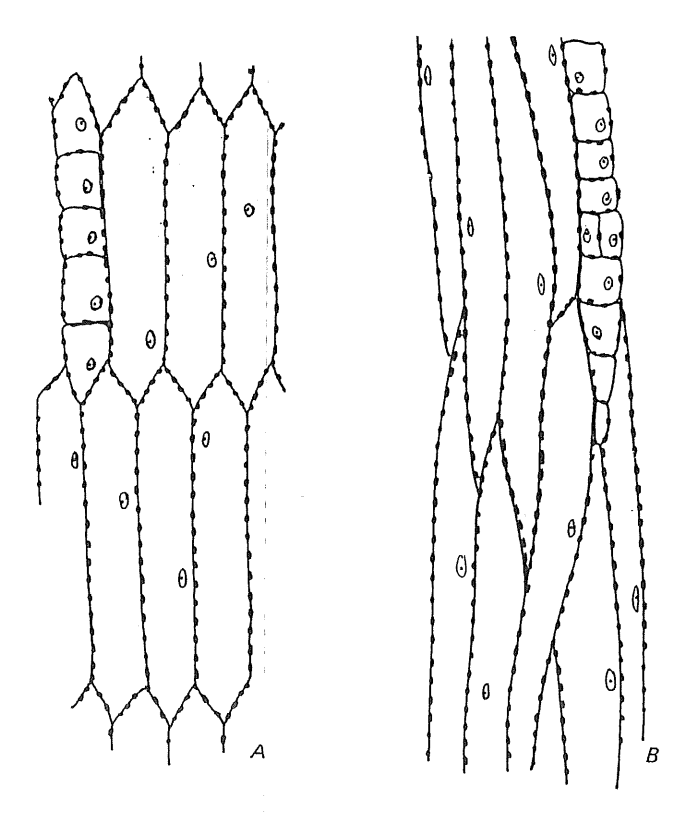


Figura 43. Distintos tipos de cámbiumes (vistos en corte tangencial del tallo). *A*, cámbium *estratificado*; *B*, cámbium *no estratificado*.

Generalmente, los elementos de conducción y de sostén producidos por las iniciales fusiformes son más largos que la célula madre. Esto se debe a que las células derivadas pueden crecer de modo intrusivo, alargándose por sus extremos, los cuales pueden llegar a bifurcarse (fig. 45).

Normalmente, cuando una célula fusiforme se divide, el fragmoplasto se dispone según el esquema de la figura 46 *B*. La placa celular se forma sobre él y se va extendiendo hasta alcanzar las paredes longitudinales apenas termina la división nuclear y luego continúa desarrollándose hasta los extremos de la célula (fig. 46 *C*), completándose así la separación en dos células hijas.

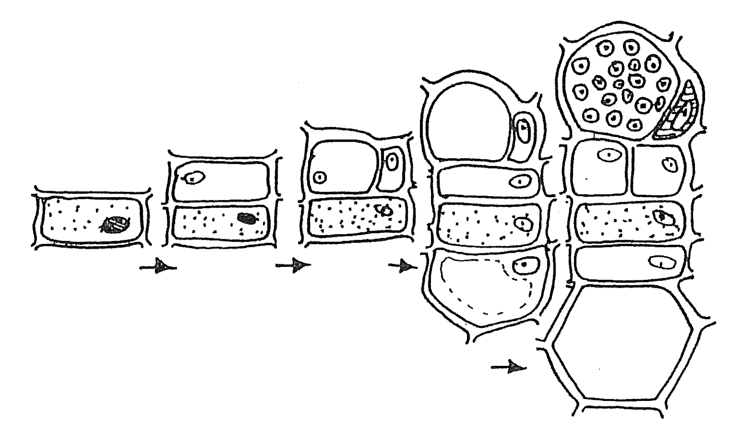


Figura 44. Diferenciación de distintos elementos histológicos a partir de una célula inicial del cámbium (punteada). Hacia arriba apareció un elemento de tubo criboso y su célula anexa. Hacia abajo hay un elemento vasal en vías de diferenciación.

Las iniciales radiales pueden disponerse de distinta manera y así habrá radios parenquimáticos *uniseriados*, formados por una célula de anchura, o *multiseriados*, integrados por varias células (fig. 47). Las formas, características y disposición de los radios puede dar a las maderas buena parte de su veteado particular.

Felógeno (gr: *felos*: corcho; *genos*: que engendra)

El *felógeno* es un meristema lateral que producirá el tejido de protección que reemplaza a la epidermis cuando hay crecimiento secundario. A partir del felógeno se forman, hacia el exterior, el *súber* o *felema* y, hacia el interior, la *felodermis*. El conjunto *súber-felógeno-felodermis* constituye la *peridermis*.

El *súber* o *felema* está formado, a su madurez, por células muertas cuyas paredes están impregnadas con *suberina*. De este modo ofrece protección mecánica y, al mismo tiempo, constituye un buen aislador térmico ya que sus cavidades celulares (lumen) están llenas de aire. La *felodermis* está formada normalmente por una o pocas capas de células parenquimáticas. El felógeno puede diferenciarse a partir de células epidérmicas, subepidérmicas (corticales) o aún dentro del floema no funcional.

El felógeno es sometido a esfuerzos de tracción y compresión a medida que el tallo o la raíz va creciendo en grosor. Al cabo de un período de

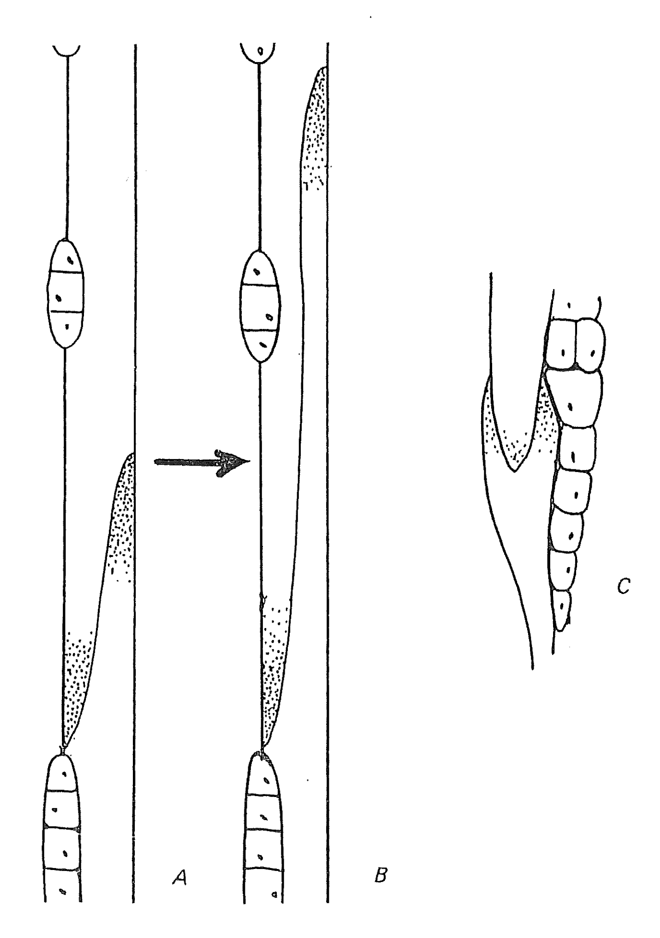


Figura 45. Tipos de divisiones de las células cambiales (vistas en cortes tangenciales de tallo). *A* y *B*: divisiones anticlinales oblicuas de iniciales fusiformes seguidas por crecimiento apical intrusivo (zona punteada); *C*: bifurcación de una inicial fusiforme (punteado) durante el crecimiento intrusivo.

crecimiento, que puede llegar a ser de varios años, se forma una nueva capa de felógeno a partir de células vivas que ocupan una posición más interna, y así sucesivamente. A este fenómeno se lo llama *migración del felógeno*, aunque en realidad no ocurre una migración sino que se forman felógenos nuevos en capas más profundas.

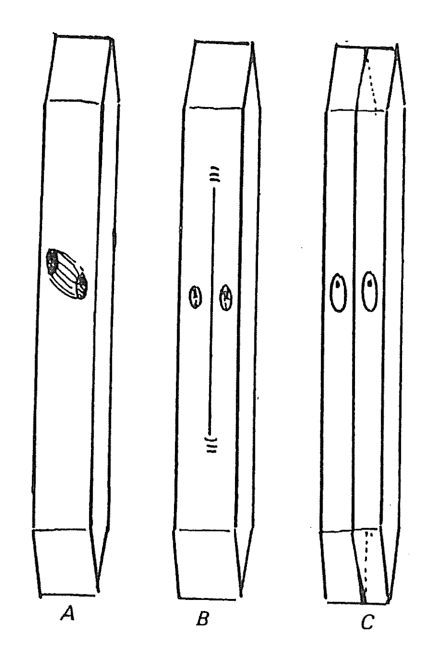


Figura 46. División anticlinal típica de una célula cambial fusiforme (ver el texto).

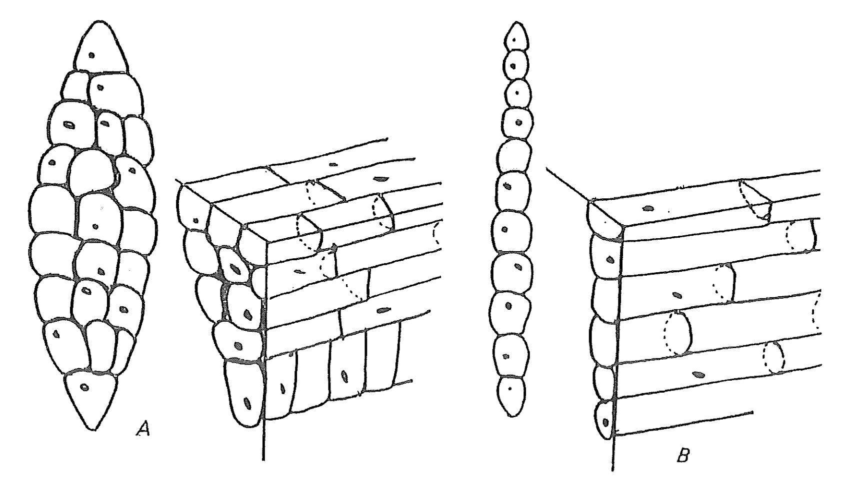


Figura 47. Distintos tipos de radios medulares (cortes tangenciales y vista tridimensional. *A*: radio multiseriado; *B*: radio uniseriado.

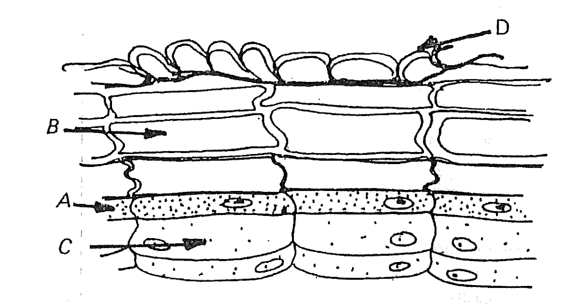


Figura 48. Esquema de la peridermis. Referencias: *A*, felógeno; *B*, súber o felema; *C*, felodermis; *D*, restos de la epidermis.

En corte transversal, las células del felógeno tienen forma rectangular, son aplanadas en sentido radial y se presentan muy vacuolizadas (fig. 48).

En las plantas que presentan *peridermis* la función de los estomas en el intercambio de gases es sustituida por estructuras llamadas *lenticelas*. Estas son aberturas más o menos lenticulares cuya cavidad está ocupada por un *tejido de relleno* o *complementario* (fig. 49) formado por células no suberificadas, casi isodiamétricas, y que dejan muchos meatos que posibilitan el intercambio gaseoso.

En ciertas *monocotiledóneas* se produce súber por la división de células parenquimáticas y, por lo tanto, no puede reconocerse un verdadero *felógeno* como el descrito más arriba.

El conjunto de los tejidos muertos que quedan por afuera del felógeno constituye el *ritidoma* (gr.: *ritis*: arruga), responsable del aspecto exterior de muchos troncos.

El súber tiene importancia comercial en la producción de corcho, en especial el del alcornoque (*Quercus suber*).

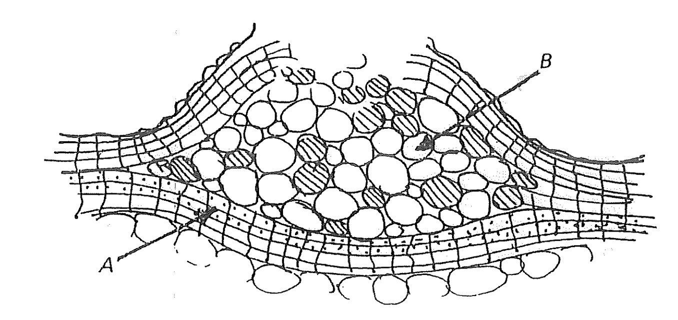


Figura 49. Corte de una lenticela. *A*: felógeno; *B*: células de relleno.

Parénquimas (gr.: *parénquima*:
carne de ciertas vísceras)

Los *parénquimas* son tejidos fundamentales que prevalecen en la mayoría de los órganos vegetales formando un todo continuo. Constituyen la mayor parte de la corteza y de la médula de los tallos y raíces, el mesófilo de las hojas, la parte carnosa de los frutos, gran parte de las semillas (endosperma y la mayor parte del embrión), etcétera. También hay parénquimas acompañando a los tejidos conductores. La mayoría de las reacciones químicas (metabolismo) que ocurren en las plantas se producen en los parénquimas. Son, por lo tanto, tejidos formados por células *vivas*, muchas veces notablemente vacuolizadas y con núcleos relativamente pequeños y casi siempre con paredes primarias delgadas, aunque existen parénquimas con gruesas paredes primarias donde las hemicelulosas prevalecen como sustancias de reserva, como en las semillas del caqui (*Diospyros kaki*) y en los dátiles (*Phoenix dactylifera*). Las células del parénquima xilemático secundario tienen paredes secundarias, lo que es una excepción entre las células vivas.

La forma de las células parenquimáticas puede ser muy variable: (fig. 50) más o menos isodiamétricas y facetadas, casi poliédricas o alargadas, lobuladas, etcétera.

Los citoplasmas se intercomunican mediante plasmodesmos, generalmente concentrados en los campos de puntuaciones primarias, y entre las células son frecuentes numerosos espacios intercelulares (meatos) de origen esquizógeno (gr.: *esquizo*: dividir, hendir) que pueden resultar muy grandes en los *aerénquimas*.

Los parénquimas pueden ser considerados como meristemas potenciales ya que sus células no han perdido la capacidad de división. Esta característica se pone de manifiesto por su actividad en la cicatrización de las heridas, formación de órganos adventicios, en la soldadura de tejidos durante la injertación, etcétera.

Si bien los parénquimas pueden considerarse como tejidos filogenéticamente primitivos, ya que se los encuentra en muchos vegetales inferiores constituyendo la casi totalidad del cuerpo (ciertas *talófitas*) y por su aspecto son morfológicamente simples, también cabe hacer notar que presentan gran complejidad en las reacciones bioquímicas que ocurren en sus protoplastos.

La clasificación de los parénquimas puede hacerse según dos criterios. Por su *ubicación* en la planta se reconocen los parénquimas *corticales, medulares, asociados al tejido conductor, mesófilo*, etcétera. Por su *función*, pueden distinguirse los *asimiladores*, fotosintéticos y verdes; los *reservantes*, que pueden contener almidón, grasas, proteínas, etc.; los *acuíferos*, acumuladores de agua en plantas suculentas (*cactáceas, Aloe*, etc.) y los *aeríferos* (*aerénquimas*), típicos de muchas plantas acuáticas y palustres, donde el aire se encuentra en los meatos aumentando la flotabilidad y posibilitando la aereación de los órganos sumergidos.

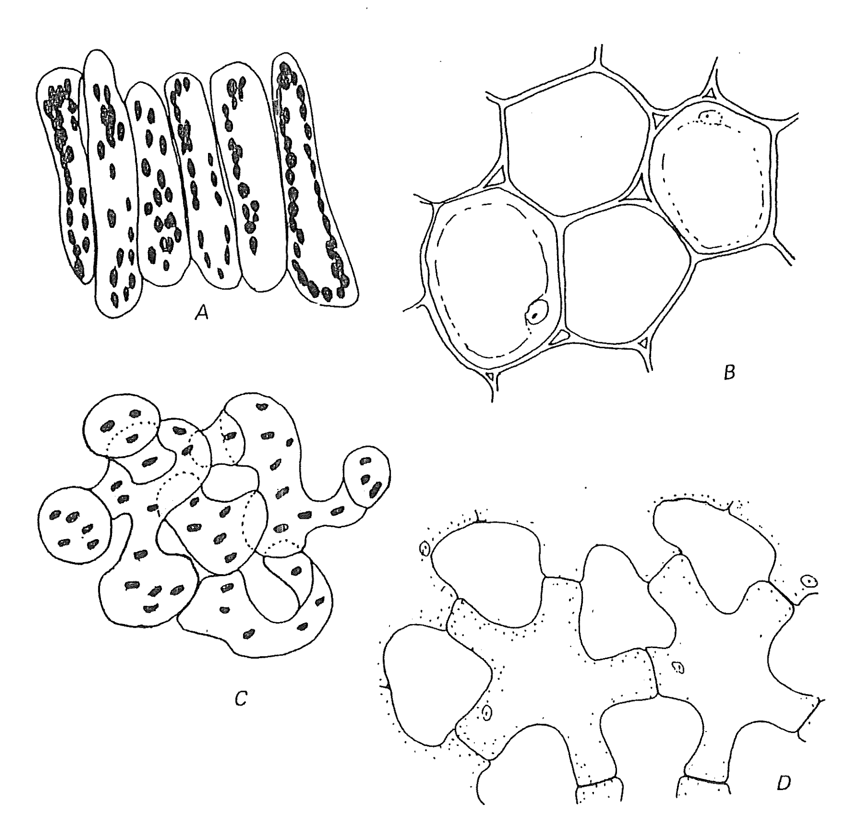


Figura 50. Parénquimas. *A*: clorofiliano (clorénquima) en empalizada; *B*: cortical; *C*: clorofiliano, lagunoso; *D*: aerénquima.

Epidermis

La epidermis es el tejido *protector* vivo que reviste a toda la planta cuando ésta posee estructura primaria. Solamente se considera que falta la epidermis en la caliptra y que aún no está diferenciada en los ápices del tallo. Aparte de su función protectora también actúa mecánicamente, contribuyendo en parte al sostén, debido a la compacidad de sus células.

Las células epidérmicas están revestidas exteriormente por una capa más o menos gruesa de *cutícula*, formada por cutina y producida por el protoplasma

de las células epidérmicas. La cutícula restringe la transpiración, evitando la pérdida excesiva de agua.

El intercambio de gases —incluyendo al agua en estado de vapor— se realiza por los *estomas*, estructuras epidérmicas que se considerarán más adelante.

Cerca de la extremidad de las raíces la epidermis está especializada para la *absorción* del agua y sustancias disueltas en ella, desarrollándose allí los *pelos radicales*. En esta región la cutícula suele ser muy fina.

Normalmente la epidermis es unistrata, o sea que tiene una sola célula de espesor aunque, a veces, pueden ocurrir divisiones periclinales en la *protodermis* (*dermatógeno*) y desarrollarse así una *epidermis múltiple* pluristrata, como se describirá más adelante.

El tejido epidérmico puede cumplir también otras funciones: secreción, percepción de estímulos, etcétera. También, aunque en forma excepcional, pueden hallarse epidermis con células con cloroplastos, fotosintetizantes.

La duración de la epidermis es variable; en los tallos es común que sobreviva hasta poco después de la iniciación del crecimiento secundario, aunque a veces dura muchos años, a pesar de la actividad del *cámbium*. Algunas especies de los géneros *Acer, Cercidium* y muchas *cactáceas* mantienen la epidermis a pesar del grosor considerable adquirido por los tallos. En estos casos ocurren en ella divisiones anticlinales para compensar el aumento de perímetro del órgano que recubren.

Formas y estructuras de las células epidérmicas

Las células epidérmicas son generalmente vivas y semejantes por su contenido a las parenquimáticas, pudiendo tener plastidios, vacúolos con antocíanos etcétera. Por su forma suelen ser tabulares y más o menos isodiamétricas con aspecto de prismas alargados, según el órgano en que se encuentren. Su contorno, en vista frontal, puede ser de líneas rectas o más o menos onduladas en los órganos expandidos, tales como la mayoría en las hojas de *dicotiledóneas*, o alargadas en los tallos y hojas de las *monocotiledóneas* (fig. 51). Las células epidérmicas no dejan meatos entre sí, siendo la única excepción las aberturas de los *estomas* (*ostíolos*) e *hidatodos*.

En muchas epidermis se encuentran *idioblastos* (gr.: *idios*: particular, distinto) que contienen aceites esenciales, taninos, cristales, etcétera. También pueden hallarse esclereidas y diversos pelos o tricomas que pueden ser útiles como elementos de diagnóstico en botánica sistemática (fig. 55). En la epidermis de las *gramíneas*, que tiene características especiales, se encuentran células *silícicas* que contienen sílice amorfa (SiO_2) en sus paredes y en el lumen celular; células *suberosas* con paredes suberificadas; pelos y aguijones y células *buliformes* que se cree pueden tener una función mecánica contribuyendo al acartuchamiento de la hoja (fig. 106).

La epidermis de muchas semillas está formada por una capa continua de esclereidas. En algunas plantas inferiores y en las acuáticas, la epidermis tiene

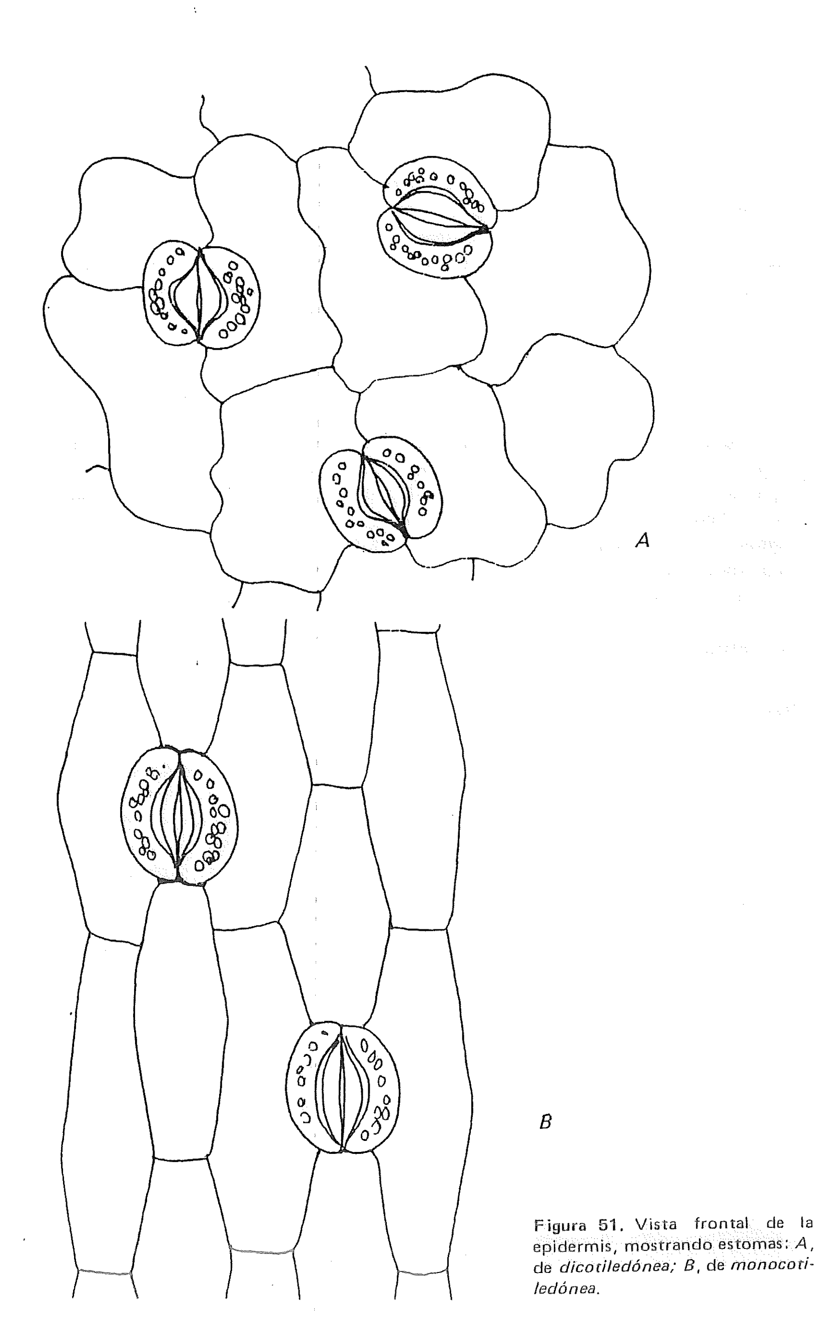


Figura 51. Vista frontal de la epidermis, mostrando estomas: *A*, de *dicotiledónea; B*, de *monocotiledónea*.

cloroplastos y es fotosintetizante.

Las paredes celulares epidérmicas pueden variar en espesor según las distintas especies y aún dentro de una misma planta de acuerdo con las condiciones ambientales del órgano estudiado. Generalmente la pared exterior es la más gruesa, pudiendo, en algunos casos, llegar a lignificarse. En algunas *coníferas* el espesor de las paredes llega a ser tan grande que el lumen puede estar casi obliterado. Generalmente se observan plasmodesmos en las paredes interiores y anticlinales. También se los puede hallar en la pared externa, llamándoselos *ectodesmos*, y por ellos saldrían al exterior la cutina, que formará la cutícula, las ceras, resinas, etcétera.

La cutícula incrusta parcialmente las paredes celulares externas de la epidermis y se deposita de modo notable sobre las paredes exteriores, pudiendo proyectarse hacia el interior por las paredes anticlinales (fig. 52). Su espesor está regulado por factores ambientales y es muy notable en las plantas de clima árido. En algunas plantas puede haber una capa de sustancias pécticas entre la cutícula y la pared celular y ciertos hongos parásitos pueden desarrollar su micelio nutriéndose con esta capa. La presencia de la cutícula no impide por completo la transpiración y hasta puede producirse la salida de agua líquida a través de ella.

La cutícula es muy resistente a la acción de los microorganismos y puede fosilizar muy bien, lo que permite el estudio microscópico de plantas fósiles muy antiguas.

Estomas

Son aparatos formados por dos células epidérmicas especializadas, llamadas *oclusivas* o *de cierre*, que limitan entre ambas una abertura de origen esquizógeno, llamada *ostíolo*. El *ostíolo* pone en comunicación el aire circundante con el que se encuentra en los espacios intercelulares subyacentes a la epidermis. De esta manera, el estoma es una estructura que permite el *intercambio gaseoso*, regulando la transpiración y el cambio de gases.

El estoma puede estar rodeado por células similares a las demás epidérmicas o por otras diferentes en forma y disposición. En ambos casos se las llama

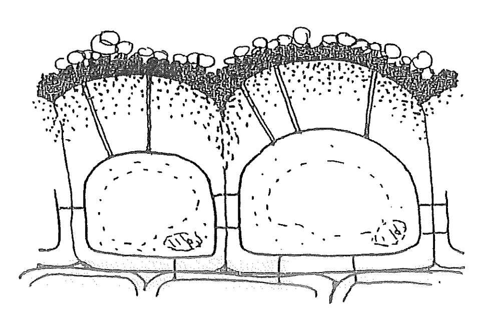


Figura 52. Epidermis, mostrando la cutícula (en negro). El punteado indica la zona de penetración de la *cutina* en la pared celular engrosada. Los cuerpos esferoidales depositados sobre la cutícula son ceras.

células anexas o *subsidiarias*. El conjunto de las *células oclusivas* y las *anexas* forman el *aparato estomático*.

El estoma puede hallarse al mismo nivel que las células epidérmicas, algo más elevado que ellas en las higrófitas y hundido más o menos profundamente o en concavidades producidas por repliegues epidérmicos (*criptas estomatóforas*) en muchas plantas xerófitas.

Los estomas se hallan sobre todo en las partes aéreas de las plantas pero son raros en las raíces. La densidad estomática es muy variable: entre 1.000 y 100.000 por centímetro cuadrado en las *dicotiledóneas*. En la hoja son más frecuentes en la cara inferior aunque pueden hallarse en ambas epidermis en número parecido o, también, limitarse a la cara superior de las hojas flotantes.

Como se ha referido anteriormente, los *estomas* se originan a partir de meristemoides. Existen casos en que las células oclusivas y las células anexas tienen origen común, en tanto que en otros ambas clases de células no tienen relación ontogenética.

Según la orientación del estoma con respecto a las demás células epidérmicas vecinas, se reconocen tipos diferentes: en el tipo *anomocítico* no se reconocen células anexas (fig. 53 *A*). El *anisocítico* (fig. 53 *B*) tiene tres

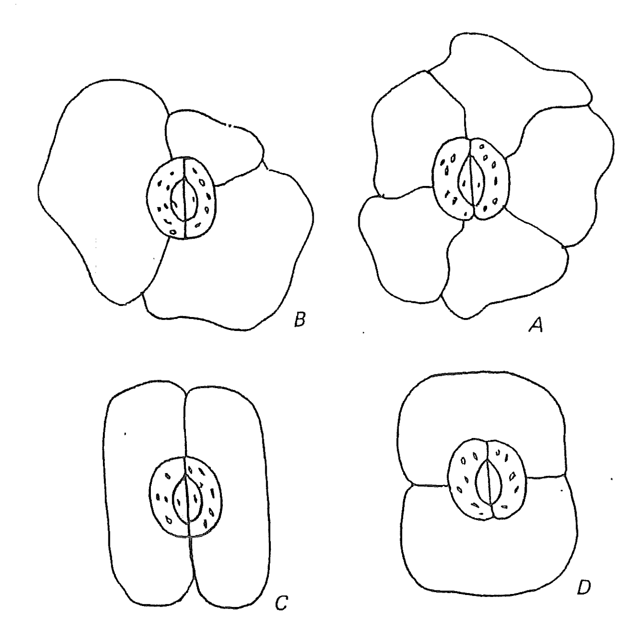


Figura 53. Tipos de estomas en relación con las células anexas (ver texto). *A*: anomocítico; *B*: anisocítico; *C*: paracítico; *D*: diacítico

Figura 54. Morfología y tipos de movimientos en las células oclusivas de los estomas. Referencias: *A*, tipo *gramíneas*; *B*, tipo *dicotiledóneas*. *a*, estoma cerrado; *b*, estoma abierto.

células anexas, una de las cuales es más pequeña que las otras dos. En el *paracítico* hay dos células anexas cuyo eje mayor es paralelo al eje mayor de las células oclusivas (fig. 53 *C*), en tanto que en el tipo *diacítico* las dos células tienen sus paredes comunes en ángulo recto con el eje mayor de las células oclusivas (fig. 53 *D*).

Las células oclusivas, cuya estructura y contenido posibilitan los movimientos estomáticos, tienen caracteres singulares que las distinguen del resto de las células epidérmicas: sus paredes están desigualmente engrosadas y el citoplasma posee cloroplastos y también puede acumular almidón. En algunas especies, como en la cebolla (*Allium cepa*) las células oclusivas carecen de cloroplastos.

Las formas de las células oclusivas y los tipos de engrosamientos de sus paredes varían según el grupo taxonómico considerado (fig. 54). En muchas *monocotiledóneas* no *gramíneas* y en la mayoría de las *dicotiledóneas* tienen la forma esquematizada en la figura 54 *B*. Las células oclusivas son reniformes y las paredes celulares más alejadas del ostíolo son más delgadas que las que forman la abertura. El engrosamiento diferencial de las paredes no es esencial para que se produzca la apertura o cierre del ostíolo. En los estomas cuyas células oclusivas son reniformes las microfibrillas de sus paredes se disponen principalmente en forma radial (fig. 55) y entonces, al aumentar la presión de turgencia, las células aumentan su curvatura y el ostíolo se abre. La sección transversal de las células oclusivas casi no se modifica.

Los cambios en la presión de turgencia se deben a las variaciones en el metabolismo y concentración de ciertos ácidos orgánicos —principalmente el

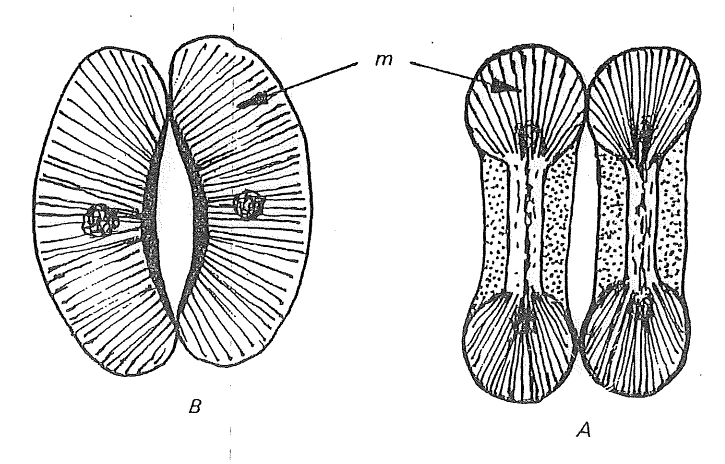


Figura 55. Esquemas de las células oclusivas de los estomas de gramíneas (A), y de dicotiledóneas (B). Se muestra la orientación prevalente de las microfibrillas (m).

ácido málico– y de iones como K^+, Cl^- o H^+. Estos procesos podrían modificarse por cambios en el pH citoplasmático. El mecanismo por el cual se producen la apertura y cierre de los estomas aún no está suficientemente aclarado.

La pérdida de agua que las plantas experimentan por los estomas puede llegar a ser muy importante. Se ha podido medir que entre la mitad y las 6/7 partes del agua de lluvia vuelve a la atmósfera por evapotranspiración, es decir, por lo que evapora el suelo y transpiran las plantas, y que la pérdida de agua por vía estomática es tres veces mayor que la evaporada por el suelo. La evaporación del agua también contribuye al enfriamiento de las hojas.

La apertura del estoma no es una respuesta obligatoria a la acción de la luz y los estomas pueden estar cerrados, aunque se hallen iluminados, cuando la provisión de agua es insuficiente. Las células oclusivas permiten la apertura del estoma en respuesta a bajas concentraciones de CO_2 en el mesófilo.

El estoma del tipo de las *gramíneas* está representado en la figura 54 *A*. Las células oclusivas tienen forma de pesas de gimnasta y sus paredes son delgadas en los extremos (*sacos polares*) y muy engrosadas en la parte media. En esta región el engrosamiento tiene forma de *C* con la parte más delgada de la pared hacia el lado de la célula anexa. La disposición peculiar del núcleo se debe a la forma que tiene el lumen celular. Los sacos polares tienen gran parte de sus microfibrillas dispuestas también en forma radial y al dilatarse y achicarse actúan del mismo modo que un fuelle. Cuando aumenta la presión de turgencia los sacos polares se distienden, pero como la parte de las células oclusivas que forman el ostíolo tiene las paredes relativamente rígidas permanece casi sin cambio. Esto determina la separación de las regiones medias de las células oclusivas, abriéndose el ostíolo. Como en el caso anterior, al disminuir la presión de turgencia los sacos polares se reducen, las partes medias de las células se aproximan y el ostíolo se cierra.

En todos los casos, las acciones de las células anexas contribuyen en estos movimientos, ya sea mecánicamente o regulando en forma parcial el aprovisionamiento de agua. También puede contribuir a posibilitar estos movimientos diferenciales el grueso repliegue de la cutícula que es observable en ciertos estomas.

Se han descrito otros tipos de estomas, diferentes a los que se mencionan aquí, aunque todos ellos parecen funcionar sobre los mismos principios pero presentando variaciones en su morfología.

Tricomas, (gr.: *trichos*: cabellera, barba espesa)

Los *tricomas* son excrecencias de origen *epidérmico* y de formas muy variables, pudiendo ser glandulares o no. Pueden hallarse vivos o muertos a su madurez y tienen caracteres suficientemente constantes en distintas especies como para llegar a tener mucho valor en la identificación de plantas.

Los tricomas pueden ser uni o pluricelulares (fig. 56). A veces son poco pronunciados, pareciéndose más bien a abultamientos en las células epidérmicas (*células papilosas*). Este hecho es frecuente en los pétalos, en muchas hojas carnosas, etcétera.

Las funciones de los tricomas pueden ser variadas: reducción de la transpiración en el caso de los pelos cuyas células están muertas, protección contra la radiación excesiva o el frío, producción de aceites esenciales y otras sustancias, absorción, etcétera.

Las *emergencias*, como los aguijones del rosal (*Rosa*), no deben ser consideradas tricomas, ya que en su formación también intervienen, aparte de los tejidos epidérmicos, estratos celulares subepidérmicos.

Algunos tricomas tienen gran importancia económica, como los pelos del

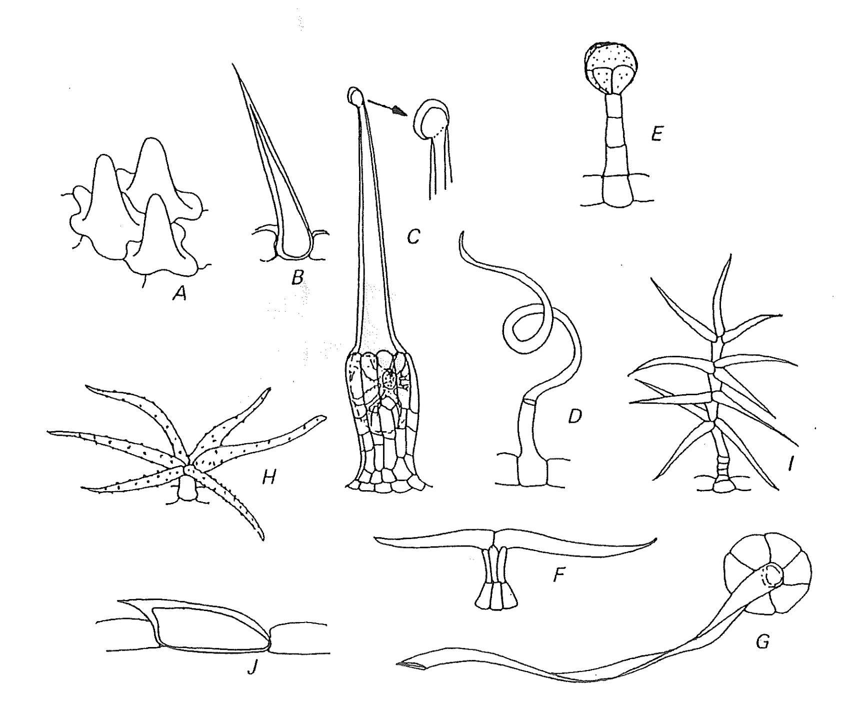


Figura 56. Diferentes tipos de tricomas. Referencias: *A*, papilas de un pétalo; *B*, pelo unicelular; *C*, pelo urticante de ortiga (*Urtica*); *D*, pelo bicelular; *E*, pelo glandular; *F*, pelo malpighiáceo; *G*, pelo de la semilla de algodón (*Gossypium hirsutum*); *H*, pelo estrellado; *I*, pelo ramificado; *J*, aguijón de *gramíneas*.

tegumento seminal en el algodonero (*Gossypium hirsutum*), los que producen aceites esenciales en la lavanda (*Lavandula*) y otras especies aromáticas, etcétera.

Los *tricomas* se clasifican de acuerdo con sus formas:

Pelos: pueden ser uni o pluricelulares, glandulares o no, simples o ramificados, vesiculosos, estrellados, etcétera.
Escamas: son tricomas laminares, por lo general multicelulares, más o menos redondeados, a veces peltados, paralelos a la superficie del órgano.
Vesículas: son células epidérmicas que contienen agua.

Pelos radicales

Los pelos radicales o pelos absorbentes son prolongaciones tubulosas de algunas de las células epidérmicas de la zona pilífera de la raíz (*rizodermis*) (fig. 57). Son unicelulares, muy largos (hasta 8 mm) y tenues, con contenido celular vivo en el estado funcional, muy vacuolizados y con paredes celulares muy finas, con muy poca cutícula. El núcleo ocupa habitualmente la extremidad del pelo.

Los pelos radicales tienen como función absorber el agua del suelo y las sustancias disueltas en ella. Normalmente su vida es muy corta —hasta unos

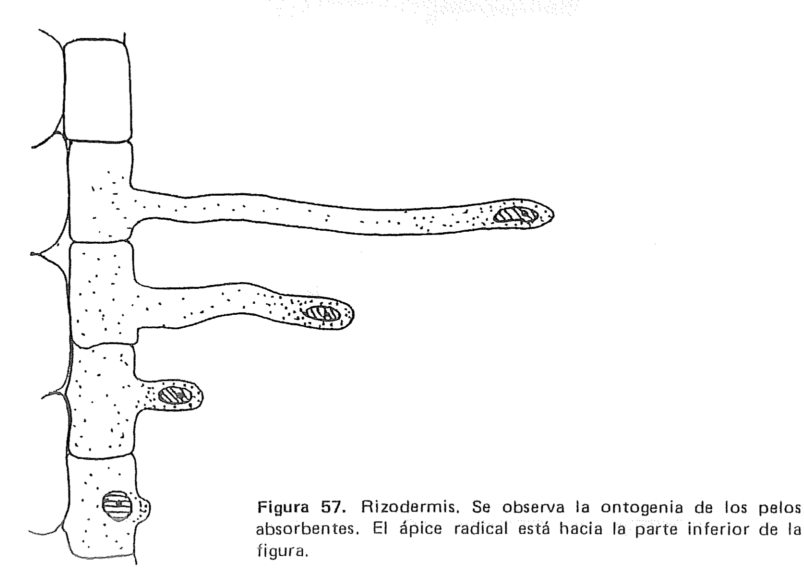


Figura 57. Rizodermis. Se observa la ontogenia de los pelos absorbentes. El ápice radical está hacia la parte inferior de la figura.

pocos días— plasmolizándose y muriendo, pero van siendo reemplazados por otros nuevos que se originan hacia el extremo distal de la raíz en crecimiento. Es interesante señalar que se ha demostrado que las superficies radicales sin pelos son tan eficientes en la absorción del agua como aquéllas pilosas. Este hecho confirmaría la hipótesis de que la principal función de los pelos es la de aumentar el volumen de suelo explorado por las raíces.

Los pelos radicales crecen por su extremidad y aparecen al principio como pequeñas protuberancias en células especiales de la rizodermis (*tricoblastos*). Algunas células de la rizodermis no producen pelos (*atricoblastos*) pero también pueden absorber agua. Los tricoblastos son células más pequeñas que los atricoblastos, poseen citoplasma más denso y toman mejor los colorantes. Esta diferencia se advierte porque las células de la protodermis habitualmente se dividen dando dos células hijas desiguales. La menor de ellas (tricoblasto) puede ser endopoliploide, lo que se advierte por el mayor tamaño de su núcleo y nucléolos.

Cuando los pelos radicales mueren la función tegumentaria se cumple por uno o más estratos celulares interiores, formándose así la *exodermis*, que será tratada al estudiarse la anatomía de la raíz.

Epidermis múltiple

Cuando en el dermatógeno se producen divisiones periclinales puede originarse una *epidermis múltiple* o *pluriestratificada* que, en algunas especies, alcanza a tener 16 capas de células. A veces puede confundirse esta estructura con una *hipodermis* pero esta última se origina en capas celulares subyacentes a la epidermis y, por lo tanto, tienen origen distinto aunque, funcionalmente, ambas sean similares. Por este motivo la distinción entre ambas solamente puede hacerse estudiando su ontogenia.

La capa externa de la epidermis múltiple es prácticamente igual a una epidermis ordinaria en tanto que las más internas generalmente se especializan en la acumulación de agua y es común que carezcan de cloroplastos. El *velamen radical* ya mencionado y que está formado por células muertas a su madurez, pertenece a esta categoría de tejidos y puede ser observado en los cortes transversales de raíces de muchas orquídeas *epífitas*.

Se pueden ver ejemplos de epidermis múltiple en distintas especies de gomeros (*Ficus*), las begonias (*Begonia*), muchas *malváceas*, algunas *monocotiledóneas* (*palmeras*), diversos helechos, etcétera.

Polidermis

La polidermis es un tejido protector producido sobre todo en las raíces de algunas plantas y debido a una actividad especial del *felógeno* (ver: Meristemas). Este meristema origina alternadamente una capa de súber y capas de

células vivas que sirven para acumular reservas. La polidermis puede alcanzar más de 20 capas de espesor. Cuando las capas exteriores mueren se exfolian en finas láminas que otorgan a los órganos un aspecto especial, tal como si estuvieran revestidos por finísimas hojas de papel. En el noroeste argentino existen especies del género *Polylepis* (*rosáceas*) conocidas con el nombre vulgar de tabaquillos y queñoa, donde este fenómeno se aprecia claramente. Un hecho similar puede observarse en las raíces más viejas de las frutillas (*Fragaria*).

Tejidos de sostén

Los tejidos mecánicos que contribuyen al sostén del cuerpo vegetal son el *colénquima* y el *esclerénquima*.

El *colénquima* es el típico tejido de sostén en los órganos de las *dicotiledóneas* que aun se encuentran creciendo, en muchas plantas que son herbáceas en el estado adulto, etcétera. Este tejido se caracteriza por estar formado por células *vivas*, a menudo con cloroplastos, y cuyas paredes primarias presentan notables engrosamientos. La mayoría de estas células tienen forma de prismas alargados que llegan a medir hasta 2 mm de longitud y con su eje mayor paralelo al del órgano en que se encuentran. Las paredes son *plásticas*, lo que posibilita su crecimiento ulterior y, a menudo, están desigualmente engrosadas y con alto contenido de agua, celulosa y sustancias pécticas, pero no lignina. Por este motivo, se presentan brillantes en los cortes vistos al microscopio, donde también puede verse cierta estratificación de los componentes de la

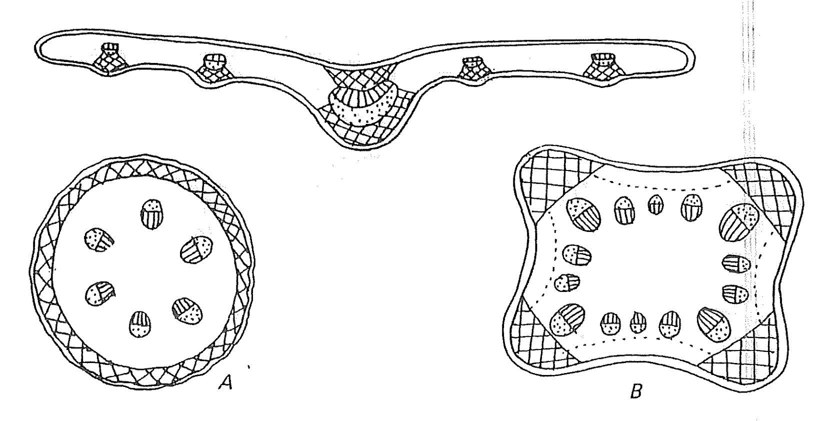


Figura 58. Posición subepidérmica del colénquima. *A*, *B*: en tallo de *dicotiledóneas*; *C*: en hoja de *dicotiledóneas*. (Los distintos tejidos se han indicado con signos de Metcalfe y Chalk).

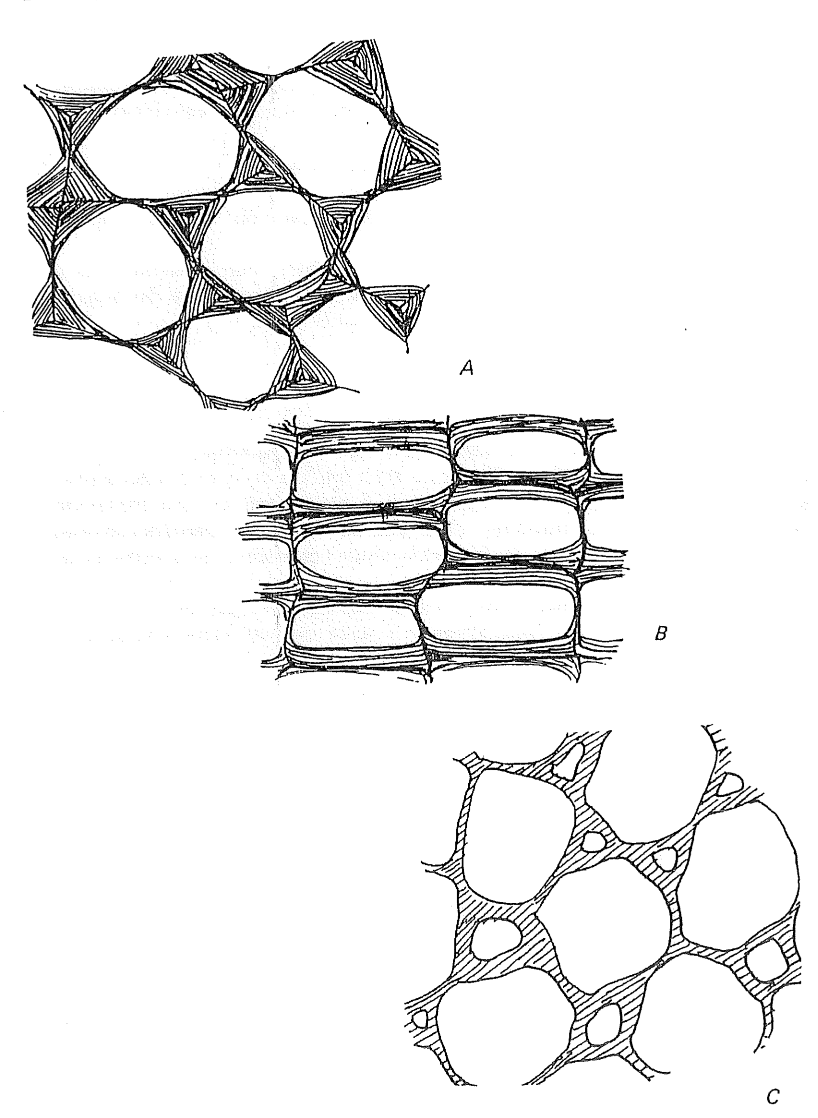


Figura 59. Distintos tipos de colénquima. *A*: angular; *B*: laminar; *C*: lacunar.

pared. Las células colenquimáticas se comunican con sus vecinas por campos de puntuaciones primarias.

El colénquima se ubica, por lo general, en posición subepidérmica en la periferia de tallos y hojas. También puede hallarse colénquima acompañando al tejido vascular y entonces se lo llama *parénquima colenquimatoso.*

Es frecuente que el colénquima forme en los tallos un cilindro hueco completo o que se ubique en bandas siguiendo las costillas que pueden presentar algunos de ellos (*Cucurbita, labiadas*, etcétera). En las hojas se ubica en relación con los nervios (fig. 58). Es rara la existencia de colénquima en las raíces.

El engrosamiento de las paredes suele empezar tempranamente y afecta distintas formas (fig. 59). En el colénquima *angular*, como su nombre lo indica, el espesor de la pared primaria es mayor en los ángulos diedros de sus células. Cuando el engrosamiento es muy notable el lumen puede llegar a tener sección circular. En el colénquima *laminar* se engruesan las paredes tangenciales. En el *lacunar* lo hacen las porciones de paredes celulares que forman los meatos. Este último tipo es relativamente raro ya que, típicamente, el colénquima deja poco o ningún meato. Cuando el colénquima y el parénquima son vecinos pueden hallarse células cuyas paredes varían en espesor, estableciéndose así una transición gradual entre ambos tejidos.

El colénquima, cuya resistencia a la tracción es similar a la de las fibras, puede transformarse en esclerénquima por depósito de una pared secundaria y muerte posterior de las células.

El *esclerénquima* (fig. 60) es el tejido de sostén por excelencia y se caracteriza por estar formado por células generalmente *muertas* a su madurez y con gruesas paredes secundarias muy lignificadas. Las formas celulares son variables y pueden distinguirse las *fibras*, en las que predomina la longitud, y las *esclereidas*, más o menos isodiamétricas, aunque pueden encontrarse formas transicionales. En estas células son notables sus puntuaciones, generalmente simples, a veces ramificadas.

Las *esclereidas* son muy comunes en los vegetales y presentan formas variables. Normalmente tienen una gruesa pared secundaria muy lignificada y se las puede hallar aisladas en otros tejidos (*idioblastos*) (gr.: *idios*: particular, distinto), en capas diversas o en grupos macizos.

Muchas esclereidas presentan formas ramificadas (*astroesclereidas*) y son frecuentes en el mesófilo de muchas hojas (fig. 60 *A*), en la terminación de los hacecillos y hasta en la epidermis. En algunos géneros (*Monstera, Victoria*) las especies presentan esclereidas con aspecto de pelos ramificados (*tricoesclereidas*) ubicadas en los meatos existentes en el mesófilo y el pecíolo (fig. 60 *B*). Las esclereidas pueden ser muy alargadas y semejarse a fibras, como en las hojas del olivo (*Olea europaea*) (fig. 60 *C*). Las *esclereidas* son también frecuentes en los frutos, y son comunes en los carozos (endocarpio) de las drupas (*braquiesclereidas*) (fig. 60 *D*), donde suelen tener puntuaciones ramificadas. En el endocarpio de la manzana y de la pera se disponen capas oblicuas de esclereidas alargadas (fig. 60 *E*). En las semillas suelen transformarse en esclereidas las capas que forman el tegumento de las mismas, o también las células

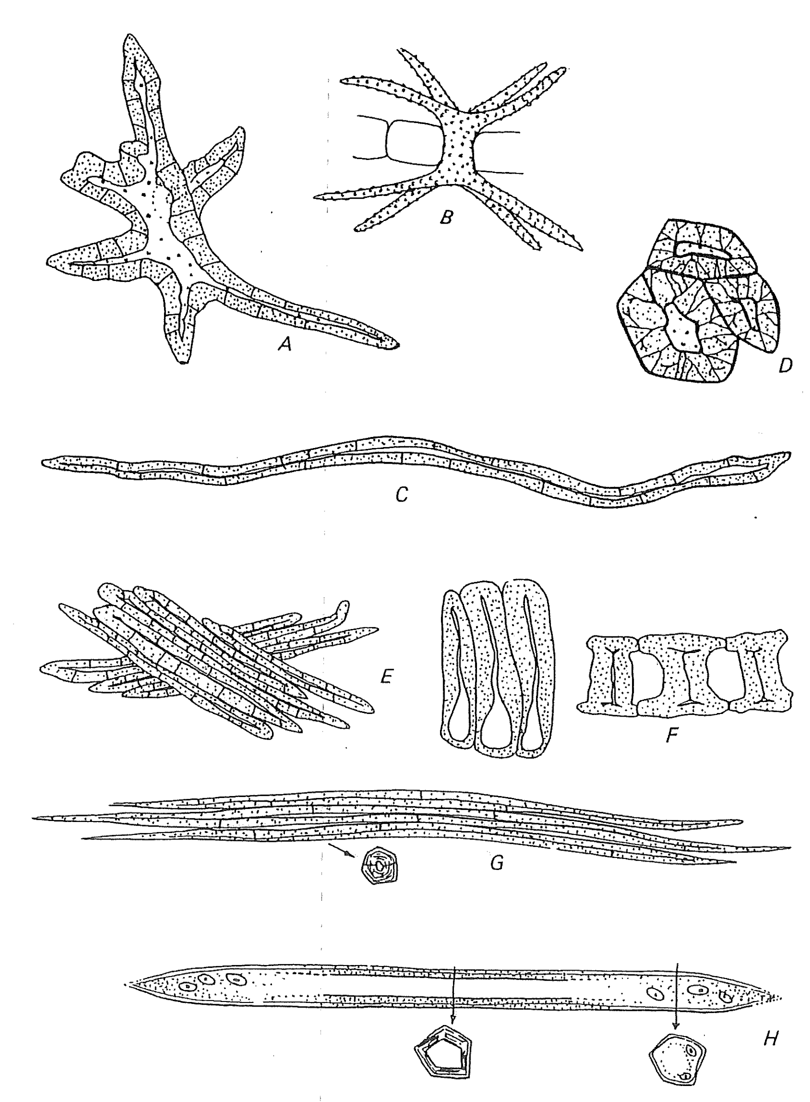


Figura 60. Elementos esclerenquimáticos. Referencias: *A*, astroesclereida; *B*, tricoesclereida; *C*, fibroesclereida; *D*, braquiesclereida; *E*, esclereidas en capas; *F*, osteoesclereidas; *G*, fibras; *H*, esquema de una fibra en crecimiento mostrando pared secundaria en la zona media y pared primaria en los extremos.

que están por debajo de los tegumentos. A veces se forman esclereidas columnares, prismáticas, llamadas *macroesclereidas* u *osteoesclereidas* (con forma de hueso). Esto es frecuente en la familia de las *leguminosas* (fig. 60 *F*) cuyas semillas suelen ser muy duras y necesitan de abrasión mecánica o físico-química para poder germinar. Al procedimiento empleado para lograr la ruptura parcial de estos tegumentos se lo llama *escarificación* y es importante para lograr una germinación aceptable de ciertas especies forestales que, de no ser sometidas al mismo, demorarían mucho tiempo en producir las plántulas (algarrobos: *Prosopis alba, P. nigra*; caldén: *Prosopis caldenia*; timbó: *Enterolobium contortisiliquum*, etcétera). El mismo fenómeno de la presencia de semillas "duras" se puede notar en otras leguminosas forrajeras, ornamentales, etc., no sometidas al proceso de domesticación. Mediante la selección y el cultivo durante mucho tiempo de ejemplares producidos por semillas cuyas cubiertas no eran tan duras, se puede lograr eliminar casi por completo este carácter y, por consiguiente, obtener una germinación rápida y pareja de especies de interés económico.

Las *fibras* (fig. 60 *G*) se encuentran generalmente asociadas al tejido vascular. En las *dicotiledóneas* se reconocen las *fibras* floemáticas y las xilemáticas. Estas últimas pueden tener protoplasto vivo por muchos años, lo que es excepcional en el esclerénquima. En las *monocotiledóneas* pueden rodear por completo a los hacecillos vasculares o unirse a ellos en forma de bandas. También suelen aparecer en grupos aislados.

Como puede verse en la figura 60, las fibras son células muy largas que se reúnen en haces. La superposición de las fibras les confiere gran resistencia a la tracción y por esta propiedad tienen importancia económica constituyendo las "fibras" del comercio.

Cuando una fibra comienza a crecer no se la diferencia mayormente de las células más próximas, pero pronto crece a partir de sus extremos, los que pueden hacerlo por los meatos de las células contiguas y hasta llegar a atravesar las células mismas.

El crecimiento que se realiza por entre las paredes de otras células se llama *intrusivo*. También se produce un crecimiento *coordinado* o *simplástico* al crecer la célula esclerenquimática junto con las células más próximas.

Las fibras crecen al principio a la par de las células parenquimáticas vecinas, pero luego se hacen intrusivas al crecer más por los ápices. Durante este crecimiento pueden ocurrir endomitosis y formarse un cenocito. En el lino (*Linum usitatissimum*), cuyas fibras pueden llegar a medir más de 7 cm, solamente 2 cm crecen de manera coordinada, ya que el resto de dicho crecimiento es *intrusivo*. La evidencia de este último proceso es que, a menudo, la punta de la fibra puede observarse doblada entre las células contiguas y aún puede llegar a bifurcarse su extremidad. Mientras este proceso está en curso los ápices de la fibra mantienen su pared primaria (fig. 60 *H*), en tanto que en su parte media ya se está depositando la pared secundaria. Cuando cesa el alargamiento se completa la formación de la pared secundaria, quedando el lumen reducido a una estrecha cavidad luego de la muerte celular.

Entre las fibras de importancia comercial se distinguen las llamadas *fibras blandas*, que son las correspondientes a los tejidos vasculares (generalmente floemáticas) de las *dicotiledóneas* y las *fibras duras* de las *monocotiledóneas*. Estas últimas están formadas en realidad por el hacecillo completo y su vaina fibrosa.

Los siguientes vegetales proporcionan *fibras blandas*: el lino (*Linum usitatissimum*) con el que se hacen los tejidos de hilo; el cáñamo (*Cannabis sativa*), de Asia, empleado para hacer sogas, mangueras contra incendios, telas, etc.: los yutes (*Corchorus capsularis* y *C. olitorius*) también asiáticos y muy cultivados en la India. El yute se emplea para la confección de arpillera, para hacer suelas de alpargatas, alfombras, etcétera. Similares usos tienen el kenaf (*Hibiscus cannabinus*) y la crotalaria (*Crotalaria juncea*), esta última muy resistente cuando está mojada, usándose para hacer redes de pesca así como bolsas, papel, cordelería, etcétera. El ramio (*Boehmeria nivea*) proporciona una fibra blanca, sedosa, resistente al agua y más fuerte que las de lino y cáñamo y que los pelos del algodonero. Es una de las fibras más resistentes aunque su separación es difícil. Se emplea para telas delicadas, sogas, lonas, confección de paracaídas (por su liviandad) y para hacer las camisas de las lámparas de gas. Además, la harina de las hojas de esta especie es un forraje de buena calidad.

Entre las *fibras duras*, obtenidas de las hojas, merecen mencionarse el sisal (*Agave sisalana*), el henequén (*Agave fourcroydes*) y la pita (*Agave americana*) empleadas para cordelería, estopa y fabricación de papel. El formio (*Phormium tenax*) es originario de Nueva Zelandia y cultivado en el Delta del río Paraná, empleándose en reemplazo de los anteriores. También pueden usarse las fibras de *Sanseviera*, género con varias especies cultivadas como ornamentales, con las que se hace cordelería resistente al agua salada. Las fibras de la palmera caranday (*Trithrinax campestris*), especie originaria del centro-este de Argentina, se emplean para hacer suelas de alpargatas. Se la conoce también como *crin vegetal*. El cáñamo de Manila se obtiene de las hojas de *Musa textilis*, planta perteneciente al mismo género que el banano.

En el comercio se emplea el término *fibras* para otros materiales textiles de origen vegetal que no son propiamente fibras. Las del algodonero (*Gossypium hirsutum*) son pelos del tegumento de las semillas, y las fibras de rafia son segmentos de las hojas de la palmera *Raphia ruffia*.

Tejidos de conducción

En las plantas vasculares los tejidos de conducción son el *xilema* y el *floema*. Ambos integran un sistema muy eficiente para que los líquidos (savia) puedan fluir con cierta rapidez por todo el cormo y resultan estructuralmente complejos dada la diversidad de células que los integran: conductoras propiamente dichas, parenquimáticas, de sostén. El *floema* es menos persistente y lignificado que el *xilema*.

Por su origen se reconocen tejidos vasculares *primarios*, que se forman a partir de los meristemas apicales (*procámbium*), y *secundarios*, que aparecen como consecuencia de la actividad de un meristema lateral (*cámbium*).

Los elementos de conducción, asociados habitualmente con células parenquimáticas y tejidos de sostén, están agrupados constituyendo *hacecillos conductores.* A veces, como en la raíz primaria, los haces de floema y de xilema se hallan separados y en disposición *alternada* (ver: Anatomía de la raíz). En el tallo y las hojas es habitual que el floema y el xilema se asocien en un haz (fig. 61). Si todavía queda *procámbium* cuando se ha completado la diferenciación de los elementos anatómicos del hacecillo, pudiéndose producir entonces un *cámbium fascicular*, se dice que el haz vascular es *abierto*, como ocurre típicamente en las *dicotiledóneas* (fig. 61 *a*). Cuando el *procámbium* se agota en la producción de los elementos del haz (fig. 61 *b*) se dice que es *cerrado* (*monocotiledóneas*). Los hacecillos que aparecen en la figura 61 *a* y *b* son *colaterales*. Existen haces *bicolaterales* (fig. 61 *c*) en los que el xilema se halla entre dos "casquetes" floemáticos. Si este haz resulta *abierto*, el *cámbium* se formará entre el floema más externo y el xilema.

También se conocen hacecillos *concéntricos* en los que puede ocurrir que el floema rodee al xilema (fig. 61 *d*), llamándose entonces *anficribales* o *perifloemáticos* o, en caso contrario, cuando el xilema rodea al floema (fig. 61 *e*), *anfivasales* o *perixilemáticos*. Naturalmente, los hacecillos *concéntricos* son *cerrados*.

El *floema* y el *xilema secundarios* poseen un sistema parenquimático axial y uno radial. En estructura *primaria* el tejido parenquimático es únicamente axial.

Xilema primario

Durante la ontogenia del *xilema primario* el primer tejido conductor que se diferencia es el *protoxilema*, que está formado por los primeros elementos xilemáticos que aparecen en regiones que aún no han completado su crecimiento y que maduran donde todavía ocurre alargamiento. Esto significa que sus

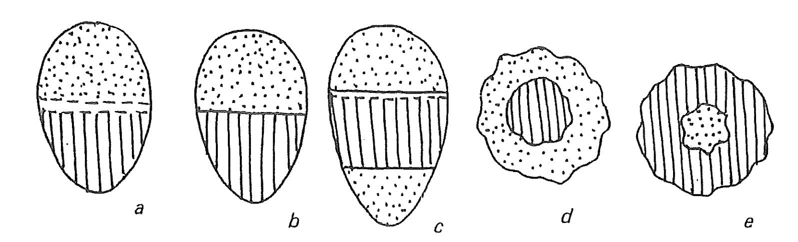


Figura 61. Esquema de hacecillos conductores. Referencias: *a*, colateral abierto; *b*, colateral cerrado; *c*, bicolateral; *d*, anficribal o perifloemático; *e*, anfivasal o perixilemático.

elementos anatómicos están sujetos a tensiones y que pueden ser destruidos o colapsarse. El *metaxilema*, en cambio, se inicia generalmente en regiones que están creciendo, pero madura después de haber cesado el alargamiento. Esto determina su mayor persistencia y, como se verá luego, una constitución morfológica diferente a la del *protoxilema*, aunque entre uno y otro existen formas de transición no siempre fáciles de identificar. En la raíz el *protoxilema* puede persistir más que en el tallo porque se forma por encima de la región de alargamiento. El *protoxilema* está formado, generalmente, por elementos conductores rodeados por células parenquimáticas que pueden llegar a taponarlos cuando ya no son funcionales. En ciertos grupos taxonómicos (*monocotiledóneas*) los elementos de conducción pueden colapsarse o romperse formándose cavidades llamadas *lagunas protoxilemáticas*, rodeadas por tejido parenquimático (fig. 62).

Los elementos celulares del *metaxilema* suelen ser más variados y pueden existir elementos de sostén (*fibras*). El parénquima forma un sistema axial y, en los cortes transversales, puede vérselo en forma dispersa u ordenado en filas radiales.

El *metaxilema* deja de ser funcional luego de la aparición de cierta cantidad de *xilema secundario* pero si no hay aparición de *cámbium* persiste en los órganos adultos cumpliendo sus funciones.

Elementos conductores del xilema

Los distintos tipos de conductos por donde circula la savia bruta están formados por diversas clases de células que han perdido su contenido vivo al alcanzar la madurez. Antes de la muerte celular se depositan en sus paredes engrosamientos secundarios parciales de distinta forma, que se lignifican fuertemente. También se pueden observar puntuaciones.

Se reconocen distintos tipos de células conductoras. Las *traqueidas*

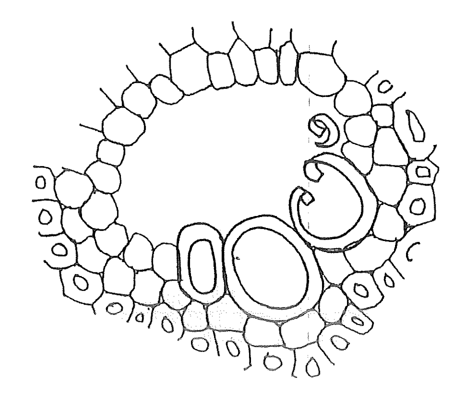


Figura 62. Laguna protoxilemática. (Tallo de monocotiledóneas: *Cyperus eragrostis*.)

Figura 63. Distintos elementos xilemáticos: *A*: traqueida; *B*: tráquea o vaso; *C*: placas perforadas compuestas; *D*: placa perforada simple; *E*: elementos vasales largos (e) y cortos (e'); *F*: fibrotraqueidas; *G*: fibra xilemática.

(fig. 63 *A*) son unicelulares, muy alargadas y con numerosas puntuaciones areoladas y simples, por medio de las cuales se intercomunican. El *xilema* de las *gimnospermas* (con la sola excepción de las *gnetales*) está formado principalmente por *traqueidas* y sus puntuaciones areoladas presentan *torus*. También hay *traqueidas* en el *xilema* de las *angiospermas*, aunque lo normal en este grupo es la presencia de *vasos* o *tráqueas*. No obstante, en algunas *angiospermas* primitivas (*winteráceas*) los elementos conductores del xilema son exclusivamente *traqueidas*.

Las *fibrotraqueidas* (fig. 63 *F*) son elementos unicelulares alargados, de extremos aguzados, con paredes engrosadas y puntuaciones areoladas especiales. Presentan un aspecto intermedio entre las *traqueidas* y las *fibras*.

Los *vasos* o *tráqueas* (fig. 63 *B*) son conductos multicelulares cuyas unidades son los *elementos vasales*. Antes de ocurrir la muerte celular se disuelven, aunque sea parcialmente, las paredes terminales de los *elementos vasales* contiguos, por lo que la comunicación se establece mediante perforaciones. Estas perforaciones pueden ocupar posiciones distintas y tener aspecto diferente según sea el grado evolutivo alcanzado por el *elemento vasal*. Las *placas perforadas* (fig. 63 *C*) se consideran menos avanzadas que las *perforaciones simples* (fig. 63 *D*), así como los elementos vasales largos y con perforaciones oblicuas son menos avanzados que los cortos y con perforaciones perpendiculares al eje mayor (fig. 63 *E*), y los angostos menos que los anchos. Esto se pudo comprobar gracias a las características del xilema, que puede fosilizar bastante bien, o mediante estudio de anatomía comparada en especies actuales.

La reunión de muchos elementos vasales hace que los vasos resultantes puedan ser muy largos (más de 50 cm).

Los vasos se comunican entre sí por numerosos *pares de puntuaciones areoladas*. Entre los vasos y las células parenquimáticas puede haber puntuaciones *semirrebordeadas* o *simples* y entre los vasos y las fibras contiguas existen pocos o ningún par de puntuaciones.

En la figura 64 se representa muy esquemáticamente la ontogenia de un vaso. Se puede observar el progresivo ensanchamiento de las células que van a formar el elemento vasal y la disolución de las paredes terminales antes de la pérdida del protoplasma.

En los elementos xilemáticos primarios (*protoxilema* y *metaxilema*) los engrosamientos secundarios de sus paredes celulares son muy característicos y se proyectan hacia el lumen celular. Las áreas de las paredes primarias que resultan cubiertas por estos engrosamientos son mayores en el *metaxilema*. Estos refuerzos dan mayor rigidez y resistencia a los elementos conductores y, siendo el *metaxilema* el más durable, es explicable que sus engrosamientos sean mayores y más fáciles de distinguir.

En la figura 65 se representan los distintos tipos de engrosamientos que se pueden hallar en ambos grupos del xilema primario. El *protoxilema* presenta engrosamientos anulares y helicoidales (fig. 65 *A, B*). Esta característica le permite su alargamiento, tal como ya se explicó. El *metaxilema*, en cambio,

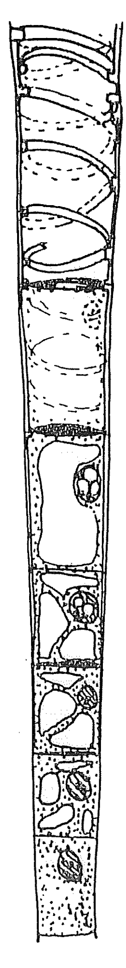


Figura 64. Esquema de la ontogenia de un vaso.

posee engrosamientos helicoidales densos, reticulados y punteados (fig. 65 *C, D, E*) que lo vuelven casi inextensible. Conviene hacer notar que entre ambos *xilemas primarios* se encuentran elementos conductores con formas de transición entre los tipos descritos (escalariformes-reticulados, etc.) de modo que la distinción entre *protoxilema* y *metaxilema* no siempre puede hacerse en forma precisa.

El tipo de engrosamiento que se depositará sobre las paredes primarias depende de factores internos de la planta y se lo puede modificar experimentalmente. Si, por ejemplo, se estimula el alargamiento cultivando una planta en

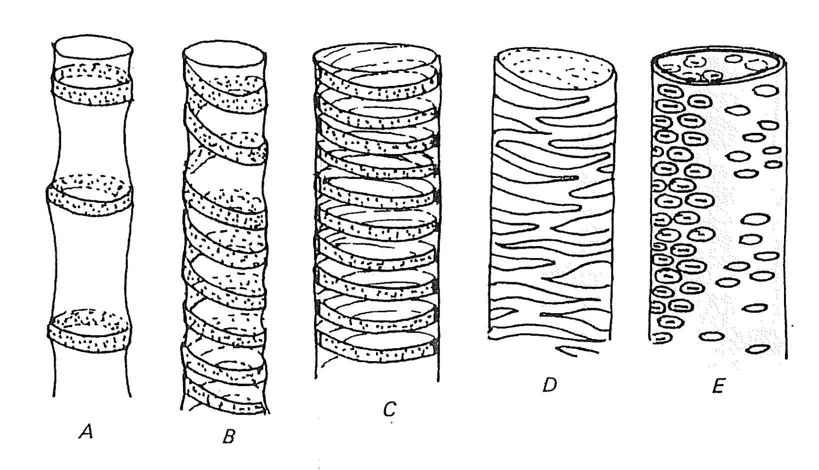


Figura 65. Distintos tipos de engrosamientos secundarios en elementos del protoxilema (A, B) y del metaxilema (C, D, E). *A*: vaso anillado; *B*: vaso helicado; *C*: vaso con helicado denso; *D*: vaso reticulado; *E*: vaso punteado.

la oscuridad, se producirán más elementos anillados o helicoidales que lo normal para esa especie.

También es impreciso el límite entre el xilema primario y el xilema secundario producido por el cámbium. Generalmente los elementos vasales del xilema secundario son más cortos y angostos que los del metaxilema. En los últimos elementos conductores del xilema primario y en los producidos por el cámbium se pueden observar extensas regiones donde se ha depositado pared secundaria, originando vasos reticulados o punteados.

Las *fibras xilemáticas* (fig. 63 *G*) son muy semejantes a las fibras típicas y las más evolucionadas pueden llegar a tener protoplasto vivo. Entre las fibras xilemáticas se pueden distinguir las *fibrotraqueidas* y las *fibras libriformes*, éstas normalmente son más largas y con paredes más gruesas que las primeras. En ambas pueden aparecer tabiques transversales, originándose *fibras septadas*, que son comunes en las *dicotiledóneas*, donde almacenan reservas, por lo que se asemejan funcionalmente a los tejidos parenquimáticos. El contenido vivo de estas células puede persistir hasta por veinte años.

El *parénquima xilemático*, como se ha dicho, se halla en el xilema primario y en el secundario. En éste se distinguen un sistema axial y uno radial. El parénquima radial es producido por las iniciales radiales del cámbium y sus células pueden llegar a tener paredes secundarias, con puntuaciones simples, a pesar de su contenido vivo. Normalmente, este parénquima acumula sustancias de reserva. En los radios xilemáticos de las *gimnospermas* pueden encontrarse, además del parénquima, cortas traqueidas con puntuaciones areoladas. El parénquima axial puede estar formado por células cortas o largas, pudiendo llegar a tener paredes secundarias en muchas especies.

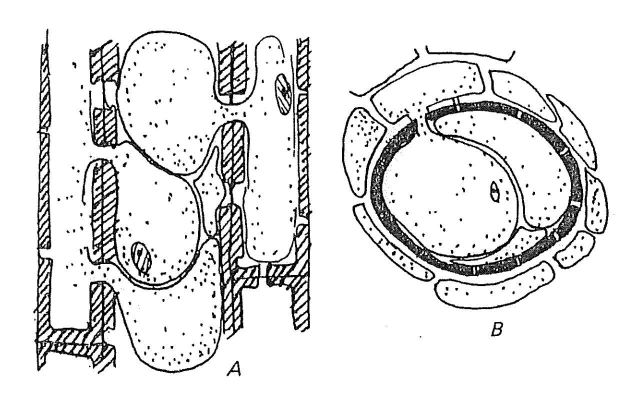


Figura 66. Tílides. *A*: corte longitudinal; *B*: corte transversal.

Tílides (gr.: *tilos*: saco o bolsa)

Cuando el xilema secundario de algunos árboles ha dejado de ser funcional, y antes de producirse la muerte de las células parenquimáticas vecinas, éstas producen una especie de hernia que, empujando la membrana de las puntuaciones, se insinúa en el lumen del elemento conductor hasta obstruirlo por completo (fig. 66). Estas protrusiones se llaman *tílides* y el fenómeno, *tilidosis* o *tilosis* y puede ocurrir naturalmente o como consecuencia de heridas, actuando como un mecanismo de defensa. A menudo, las *tílides* se cargan de taninos y otras sustancias que vuelven imputrescible a la madera, dándole por ello mayor valor comercial. Las *tílides* están normalmente en el *duramen* (ver: Estructura secundaria del tallo, más adelante) que es la parte más apreciada de las maderas.

Floema

El *floema* es el tejido conductor de la *savia elaborada*. Algunas observaciones han permitido estimar aproximadamente la velocidad de la corriente floemática, la que varía entre 0,60 y 1,00 m por hora. Las cifras dadas por diferentes investigadores no son del todo concordantes. Aunque se propusieron varias teorías para explicar el transporte de la savia elaborada, aún no se poseen los conocimientos detallados de este fenómeno. También los *virus* pueden ser traslocados por la corriente floemática y muchos de ellos son inyectados a dicha corriente por la picadura de pulgones infectados. Estos insectos introducen su aparato bucal hasta los tubos cribosos para alimentarse con las materias orgánicas que transporta el floema, comportándose así como vectores de los virus. Se comprende entonces que, en estos casos, la lucha contra los virus es indirecta y se realiza controlando a los pulgones portadores. Por otra parte, puede seccionarse *in situ* el aparato bucal de los pulgones y entonces la savia elaborada fluye por la zona del corte, ya que se encuentra sometida a presión dentro del tubo criboso, pudiendo ser recogida y estudiada. Esta técnica para la obtención de líquido floemático se ha empleado repetidamente.

Como el *xilema*, al cual está generalmente asociado, el *floema* está formado por distintas clases de células, pero se diferencia del primero en que sus elementos conductores están vivos en su estado funcional. También pueden hallarse *laticíferos* (ver: tejidos de secreción) o idioblastos con aceites esenciales u otras sustancias.

Del mismo modo que el *xilema*, también existe un *floema primario*, originado en el *procámbium*, y uno *secundario* producido por el *cámbium*. El floema secundario tiene también un sistema parenquimático axial y uno radial, este último producido por las iniciales radiales del *cámbium*.

Por su posición cercana a la superficie de los tallos y raíces el floema secundario está sometido a las presiones producidas por el aumento del diámetro de estos órganos, pudiendo entonces ser modificado, destruido y eliminado cuando alcanza el estado no funcional (ver: Peridermis).

Tipos de células en el floema

Tanto el floema primario como el secundario poseen los mismos tipos de células. El sistema axial está formado principalmente por las unidades conductoras (fig. 67) (*células cribosas* y *elementos de tubo criboso*) y de sostén (*fibras* y *esclereidas*), además del sistema parenquimático que cumple funciones de almacenamiento y traslocación de sustancias. El sistema radial está formado por células parenquimáticas (*radios floemáticos*) y se observa cuando hay crecimiento secundario.

Las células conductoras del floema son las más especializadas de este tejido y, aunque son vivas, carecen de núcleo cuando alcanzan la etapa funcional. La función directriz la cumplen entonces los núcleos de *células anexas*, ontogénicamente relacionadas con aquéllas en las *angiospermas* y pertenecientes al sistema parenquimático (radial y aún axial) en las *gimnospermas*. Excepcionalmente existen *angiospermas* carentes de células anexas, como algunas especies de la familia de las *calicantáceas*.

Los elementos de conducción del *floema* poseen pared celular primaria, aunque en las células cribosas de algunas *coníferas* puede haber pared secundaria. El espesor de la pared primaria es variable, pudiendo llegar a ser muy gruesa e hidratada, presentando un brillo característico en las vistas en corte. En las *gimnospermas* (fig. 67 *A*) los elementos conductores son unicelulares, alargados y con extremos aguzados (*células cribosas*), y se interconectan por

Figura 67. Elementos conductores del floema. *A*: células cribosas; *B*: tubo criboso; *C*: placa cribosa compuesta (*a*: vista de frente; *b*: de costado); *D*: placa cribosa simple; *E*: la misma, vista de costado, mostrando los bujes de calosa (en negro).

medio de *áreas cribosas* laterales, finamente acribilladas por poros angostos ocupados por delgados cordones citoplasmáticos. En las *angiospermas* las unidades celulares (*elementos cribosos*) se intercomunican por medio de *placas cribosas* terminales, más o menos oblicuas o perpendiculares al eje mayor, constituyendo estructuras multicelulares llamadas *tubos cribosos* (fig. 67 *B*).

Las células que forman los tubos cribosos tienen retículo endoplasmático, plastidios y mitocondrias, sobre todo cerca de las paredes celulares; pero no están vacuolizadas.

En la figura 67 se observan detalles de distintos tipos de *placas cribosas.* Las *placas cribosas compuestas*, que se consideran menos avanzadas, están formadas por varias *áreas cribosas* separadas por porciones de la pared terminal que no están interrumpidas por los cordones citoplasmáticos (fig. 67 *C*). En la región de las *áreas cribosas* estos cordones pueden llegar a ser tan finos como los plasmodesmos. Las placas cribosas compuestas son comunes cuando los elementos de que está formado el tubo criboso son largos y con paredes terminales oblicuas (*rosáceas*). En las *placas cribosas simples* (fig. 67 *D*) toda la pared terminal está acribillada uniformemente y los cordones de citoplasma pueden ser muy gruesos (hasta 10 µm). Los elementos cribosos que muestran esta estructura se consideran más avanzados (*cucurbitáceas*, etc.) y las líneas del progreso evolutivo estarían indicadas por paredes terminales cada vez menos oblicuas, por una reducción del número de áreas cribosas, por el aumento de grosor de los cordones plasmáticos y por el acortamiento de los elementos del tubo criboso.

En ciertas fotomicrografías electrónicas, los cordones plasmáticos mencionados se ven recorridos, además, por finas fibrillas longitudinales de materiales proteicos que también parecen hallarse en el citoplasma del elemento conductor. Estas fibrillas no se observaron en las células cribosas de las *gimnospermas*. Se cree que estas proteínas pueden tener un papel importante en la traslocación de sustancias.

Cada una de las perforaciones de las *placas cribosas* está revestida por una especie de buje de calosa (fig. 67 *E*). A medida que el elemento de conducción va envejeciendo, aumenta el espesor del buje de calosa. De este modo, las conexiones entre los distintos elementos se van adelgazando hasta que, finalmente, un grueso tapón de calosa termina por cerrar las conexiones y cesa la función de transporte. Si el floema se halla en la época de reposo vegetativo (por ejemplo, en invierno), puede ocurrir que al reiniciarse la actividad se disuelva el tapón de calosa y se restablezca la conducción aunque, normalmente, la vida del tubo criboso se limita a una temporada.

La calosa parece depositarse muy rápidamente como respuesta a las heridas. En muchos casos se ha discutido sobre el espesor del buje de calosa cuando el elemento de conducción es funcional, ya que se argumentó que los gruesos depósitos de este polisacárido podrían ser una respuesta al tratamiento dado al material para su observación microscópica. Los métodos de fijación rápida, que matan a las células de manera casi instantánea, permiten asegurar que la calosa es un componente normal de las placas cribosas.

Durante la ontogenia de un *elemento de tubo criboso* (fig. 68) la célula madre, que puede pertenecer al *procámbium* o al *cámbium*, se divide longitudinalmente originando dos células desiguales. La mayor de ellas dará el elemento del tubo criboso y durante su maduración el núcleo se desintegra, borrándose también los límites entre el vacúolo y el citoplasma y reduciéndose

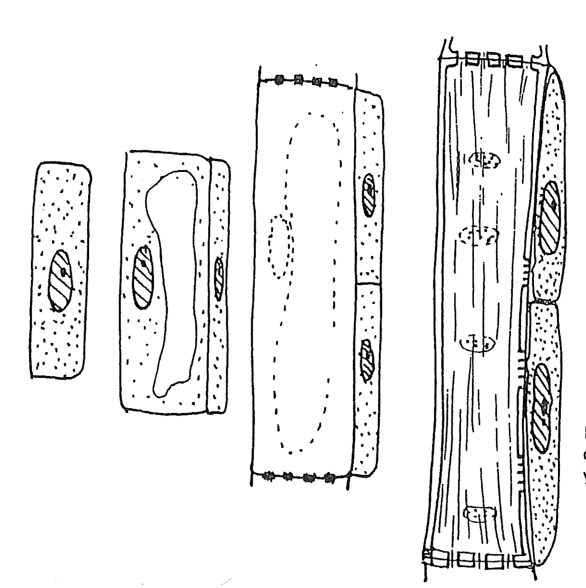


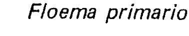
Figura 68. Ontogenia de un elemento criboso y de su célula anexa.

notablemente el ritmo metabólico. La célula menor, cuyo núcleo persiste, originará la célula anexa, y puede dividirse nuevamente en forma transversal, con lo que se producirían dos células anexas. El núcleo de la célula anexa gobernará también la actividad del elemento criboso adyacente. La vinculación entre ambas células se produce por campos de puntuaciones primarias y por áreas cribosas. Cuando cesa la actividad del tubo criboso también mueren las células anexas.

En las *gimnospermas* y en otros grupos vasculares inferiores por lo común no existen células comparables por su origen a las células anexas de las *angiospermas*. En las *coníferas* las células cribosas están acompañadas por las *células albuminíferas*, así llamadas por su alto contenido en sustancias proteicas. Estas células rara vez forman parte del sistema axial, perteneciendo generalmente al radial y hallándose en los extremos de los radios uniseriados. Sus funciones son semejantes a las de las células anexas.

El floema tiene células parenquimáticas donde se acumulan sustancias de reserva, taninos, etcétera. Las células anexas también pueden ser consideradas como parenquimáticas. En el floema secundario, al igual que en el xilema, se encuentran parénquimas axiales y radiales.

Tanto en el floema primario como en el secundario son comunes las *fibras*, que pueden ser tabicadas (septadas) o no, y que pueden estar vivas en el estado adulto. También puede haber *esclereidas* floemáticas que se originan por modificaciones de las células parenquimáticas.



Floema primario

En el floema primario pueden distinguirse el *protofloema* y el *metafloema*. El *protofloema* se diferencia en órganos sujetos a alargamiento y sus elementos cribosos terminan perdiendo su funcionalidad, tanto en el tallo como en las raíces. En las *angiospermas* el elemento conductor protofloemático es, por lo común, angosto y poco notable y hasta puede carecer de células anexas. Los elementos del protofloema suelen originar fibras al dejar de ser funcionales.

El *metafloema* posee elementos conductores más numerosos y anchos que el protofloema y tiene células anexas en la mayoría de las *angiospermas*. Cuando los elementos conductores se vuelven no funcionales sus células parenquimáticas pueden esclerificarse.

Floema secundario

Tanto en el tallo como en la raíz el *floema secundario* constituye una parte mucho menos notable que el xilema. El floema periférico más viejo es comprimido por las presiones que ejercen los tejidos xilemáticos en formación y por la resistencia que le oponen los tejidos corticales. De este modo se va volviendo no funcional y, al producirse la "migración" del *felógeno*, puede ser separado parcialmente, integrando el *ritidoma*. El floema funcional, más joven, ocupa una posición vecina al *cámbium*. En un árbol adulto, el espesor del floema funcional puede ser de 1 mm o menos y solamente la mitad de este espesor resulta ocupada por los elementos típicamente conductores.

La posición periférica del floema secundario de la mayoría de las *dicotiledóneas* hace que estas plantas no puedan sufrir una decorticación anular que sobrepase al *cámbium* porque, en este caso, se interrumpe el abastecimiento de savia elaborada a las raíces y la planta muere, a menos que posea yemas por debajo de la herida, en cuyo caso podría reconstruir la parte aérea fotosintetizante. Por las mismas razones, los árboles de especies dicotiledóneas resultan muy afectados por incendios o por hacerles fuego cerca de la corteza, ya que mueren los elementos floemáticos.

Tejidos de secreción

Se llama *secreción* a cualquier producto final del metabolismo vegetal que, habitualmente, no se emplea nuevamente en los procesos vitales de las plantas. Esto no quiere decir que dichos productos no puedan resultar útiles al vegetal, ya que pueden cumplir funciones de protección, atracción, etcétera. Estas sustancias permanecen dentro de las plantas, acumulándose en células vivas o muertas o en espacios intercelulares (meatos), pero también pueden salir del organismo productor, como se verá al tratar cada caso.

En los animales las funciones de secreción y de excreción están claramente delimitadas y las sustancias excretadas se eliminan. En cambio, en las

plantas no es sencillo establecer diferencias entre ambas y entonces, para simplificar, se las reúne en un solo grupo.

En las plantas pueden distinguirse las estructuras de secreción interna (*células secretoras, cavidades* y *canales secretores* y *laticíferos*), donde las sustancias quedan acumuladas en el interior del cuerpo vegetal, y las de secreción externa (*nectarios, tricomas* y *glándulas, hidatodos*) cuyos productos aparecen generalmente en la superficie de la planta.

Tricomas y glándulas

Estas estructuras pueden tener formas diversas y algunas fueron tratadas al describir la epidermis. No todos los tricomas son secretores, ya que pueden cumplir otras funciones, principalmente como estructuras de protección. Debe hacerse notar que no siempre es fácil distinguir entre tricomas y glándulas pero en éstas suelen encontrarse células subepidérmicas.

Es frecuente que los pelos glandulares acumulen aceites esenciales (lavanda: *Lavandula*) y muchas plantas de lugares salitrosos secretan sales que se depositan en forma sólida sobre la cutícula. Los pelos de las hojas especializadas de las plantas carnívoras suelen segregar enzimas proteolíticas.

La secreción se acumula entre la pared celular y la cutícula y ésta puede distenderse hasta que se rompe, liberando la sustancia (fig. 69 *A*). Un caso interesante es el de los pelos urticantes de las ortigas (*Urtica*) (fig. 56 *C*). La base glandulosa del pelo está envuelta por las células epidérmicas, en tanto que el extremo del mismo, cuyas paredes están silicificadas, remata en una pequeña esfera. Cuando se ejerce cierta presión contra el pelo se desprende la punta esférica produciendo un corte en bisel muy afilado y, a modo de aguja de inyección, penetra en la piel. De inmediato es inyectado parte del contenido celular, que tiene cierta presión y algunas de cuyas sustancias producen la sensación de escozor.

En muchas plantas cuyas yemas invernales son pegajosas (álamo: *Populus*; peral: *Pyrus communis*; falso castaño: *Aesculus*; etc.) el fenómeno se debe a la presencia de estructuras glandulares en los primordios foliares, responsables de la secreción de sustancias que actúan protegiendo a la yema contra la desecación. Estas glándulas se secan y caen al producirse la brotación.

Nectarios

Son estructuras de forma variada que secretan un líquido azucarado llamado *néctar*. Los *nectarios* son frecuentes en las flores (fig. 69 *B*), ocupando distintas partes de ellas; pero también se hallan nectarios extraflorales en hojas y tallos (mburucuyá o pasionaria: *Passiflora coerulea*). En las flores los nectarios sirven para recompensar la visita de los polinizadores, que habitual-

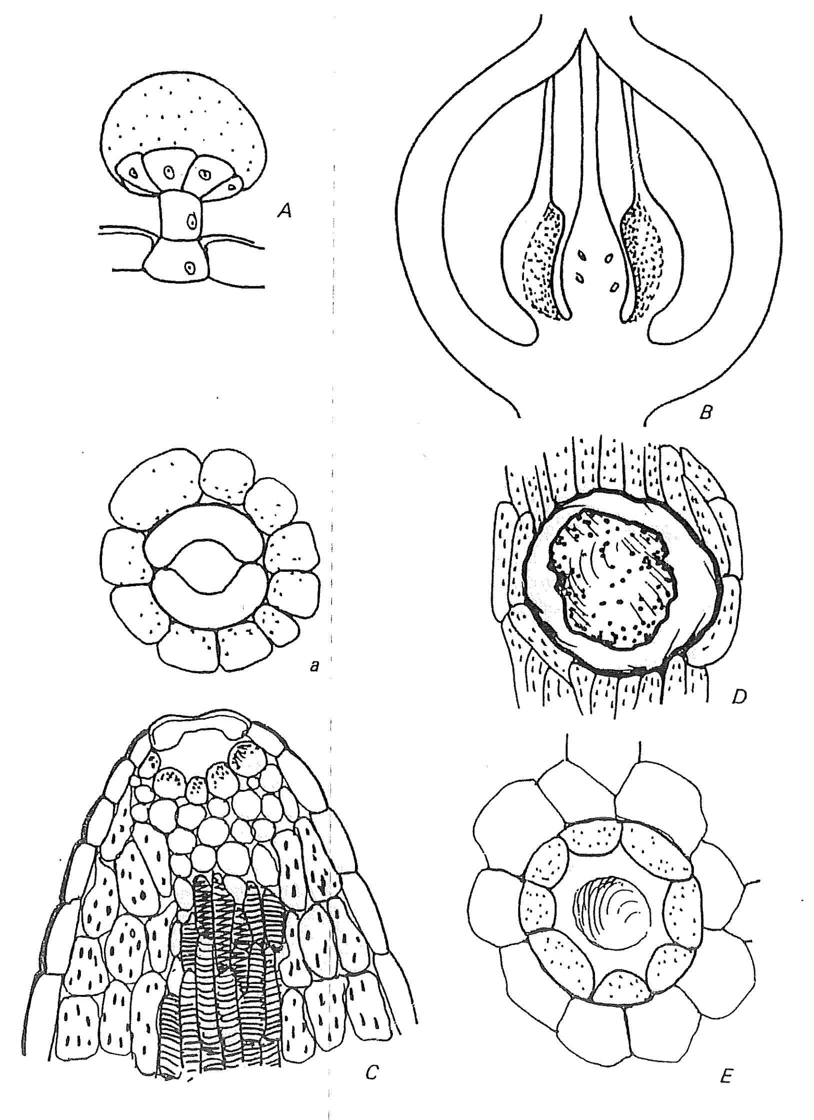


Figura 69. Tejidos de secreción: *A*: pelo glandular de lavanda (*Lavandula*) (la secreción se marca con punteado); *B*: nectario (punteado) en la base de los estambres de la flor de "dondiego de noche" (*Mirabilis jalapa*); *C*: hidatodo (*a*: vista frontal del estoma secretor); *D*: cavidad lisígena conteniendo aceites esenciales (*Eucalyptus*); *E*: cavidad esquizógena (canal resinífero) en tallo de sunchillo (*Wedelia glauca*).

mente aprenden en qué momento aparece el néctar, ya que rara vez la producción es continua.

Los nectarios están formados, generalmente, por un tejido de apariencia externa lisa y brillante, con cutícula muy fina y a través de la cual puede fluir el líquido azucarado. A veces éste es secretado por estomas no funcionales que se hallan en el tejido nectarífero. Si el floema prevalece en el tejido de conducción que irriga al nectario el néctar resulta muy concentrado (20 a 70% de azúcares totales). Si, en cambio, los elementos xilemáticos son los más comunes, el néctar será diluido (8 a 10% de azúcares).

Este tema será ampliado en el capítulo sobre *biología floral.*

Hidatodos

Son estructuras foliares que permiten la salida de agua *líquida* al exterior (fig. 69 *C*). Este fenómeno se llama *gutación* y, cuando se produce, las hojas parecen estar mojadas por el rocío, pero no puede confundirse con éste ya que solamente lo presentan algunas especies, particularmente muchas *gramíneas* y ciertas plantas higrófitas de las selvas, en las cuales la pérdida de agua por este medio suele ser muy abundante. Normalmente el agua sale por las aberturas de estomas no funcionales que han perdido la capacidad de moverse. Por debajo de los mismos el mesófilo se ha modificado, presentándose como un tejido flojo (*epitema*), con espacios intercelulares notables, y al que llegan los últimos elementos xilemáticos que traen el agua desde las raíces.

Células secretoras

Son idioblastos secretores que se clasifican por las sustancias que contienen aunque, muchas veces, puede tratarse de productos diversos y mezclados. Las estructuras secretoras son útiles en los estudios taxonómicos, ya que son características en diversos grupos vegetales: *lauráceas, rutáceas*, etcétera.

Las células secretoras son habitualmente más grandes que las células vecinas y pueden contener aceites esenciales (laurel común: *Laurus nobilis*), resinas (paraíso: *Melia azedarach*), mucílagos (muchas *cactáceas*); taninos, a veces oxidados como flobafenos, y diversos cristales de sales de ácidos inorgánicos y orgánicos. A veces hay enzimas, como en muchas *crucíferas* (*Brassica*, etc.) que tienen células con *mirosina*, que hidroliza a la *sinigrina* o a la *sinalbina*, que son glucósidos, dando el *aceite de mostaza.*

Cavidades y canales secretores

Estras estructuras pueden originarse de manera *lisígena*, es decir, por disolución de las paredes de aquellas células que producen la secreción, como puede observarse en las hojas de distintas especies de los géneros *Citrus* o *Eucalyptus* (fig. 69 *D*) y donde los aceites esenciales se acumulan en la cavidad dejada al producirse la lisis celular. El otro camino es la aparición de meatos grandes por separación de las células productoras, que generalmente permanecen vivas y que vuelcan las sustancias secretadas en estos canales que se forman de manera *esquizógena*. Estos canales son comunes en muchas plantas de la familia de las *umbelíferas* (perejil: *Petroselinum crispum*; apio: *Apium graveolens*; cicuta: *Conium maculatum*; etc.); en *coníferas* resinosas, donde los canales resiníferos parecen formarse por acción mecánica; en muchas *leguminosas, compuestas*, etc. (fig. 69 *E*).

Tubos laticíferos

Los tubos laticíferos son células vivas, a veces cenocitos, muy vacuolizadas y cuyo jugo celular constituye el *látex*. Los laticíferos pueden ser uni o pluricelulares. En el primer caso se los llama *simples* y proceden de una célula que ya podía encontrarse en el embrión y que luego creció, extendiéndose por toda la planta. De este modo se lo podría considerar como un idioblasto. También suelen llamárselos *laticíferos no articulados*, para distinguirlos del segundo tipo, los *tubos laticíferos articulados* o *compuestos*, que están formados por la reunión de muchas células. Ambas clases de laticíferos pueden presentar ramificaciones (fig. 70).

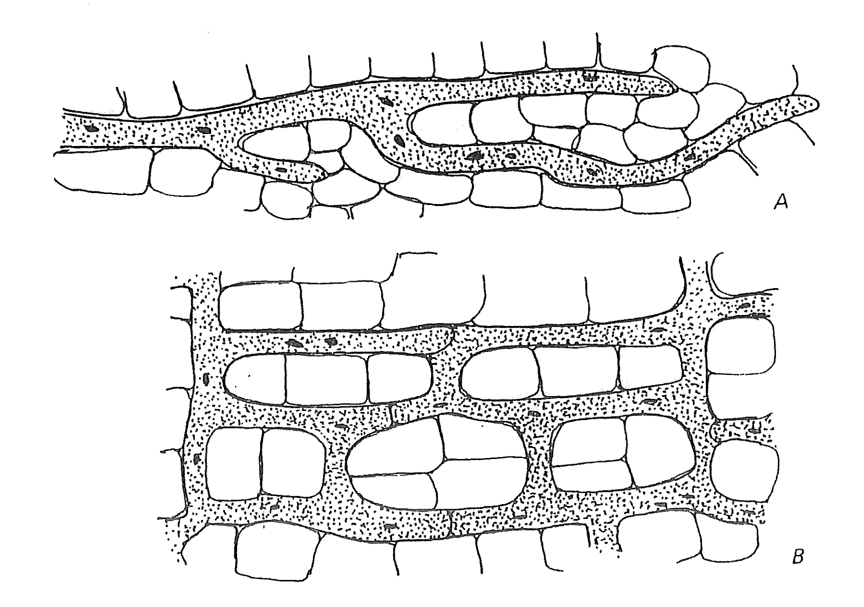


Figura 70. Laticíferos. *A*: no articulado en laurel rosa (*Nerium oleander*); *B*: articulado, en diente de león (*Taraxacum officinale*).

La condición multinucleada puede producirse en los laticíferos *simples* por repetidas mitosis sin citocinesis subsiguientes. En los laticíferos *compuestos* ocurre por disolución parcial de las paredes de las células adyacentes, como ocurre en las *papaveráceas* (amapolas: *Papaver*), *compuestas* liguladas (lechuga: *Lactuca sativa*), etcétera.

No es forzoso que los laticíferos compuestos sean cenocitos. En algunas *convolvuláceas* (campanillas: *Ipomoea*) los laticíferos no muestran disolución de las paredes que unen las células y por eso, cuando se cortan estas plantas, el látex fluye con mucha lentitud o cesa prontamente de fluir.

El *látex* es un líquido de aspecto y composición variables, generalmente lechoso, de color blanco, aunque puede ser amarillo, rojizo, etcétera. Contiene principalmente agua y lleva gomas en suspensión (de donde pueden obtenerse como *caucho*), amiloplastos, ceras, alcaloides, etcétera.

Algunos de los productos obtenidos de ciertos *látex* tienen gran importancia económica. El *caucho* se obtiene del látex de *Hevea brasiliensis*; la *gutapercha* del de *Palaquium* y la goma para chicle de *Achras zapota*.

El *opio* es el látex desecado de la amapola medicinal (*Papaver somniferum*).

Del látex del mamón (*Carica papaya*), muy cultivado en el norte de Argentina como árbol frutal, se obtiene *papaína*, enzima proteolítica usada en medicina. Los aborígenes conocían la propiedad proteolítica del jugo de estas plantas y empleaban sus hojas para envolver la carne haciéndola más tierna.

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1969): Plant Anatomy: Experiment and interpretation. I. Cells and Tissues. E. Arnold. G. Bretaña, pp. 50-139.
Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw-Hill. Tokio, pp. 60-122.
Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, pp. 88-354.
——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley, N York, pp. 20-169.
——— (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Hemisferio Sur, Buenos Aires, pp. 59-199.
Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica, 2° ed., Labor, Barcelona-Buenos Aires, pp. 75-112.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín. Barcelona-Buenos Aires, pp. 58-89.

VI. MORFOLOGIA DE LA RAIZ

Morfología externa

La raíz de una planta se origina comúnmente en la *radícula* o raíz embrional. En la mayoría de las *dicotiledóneas* y en las *gimnospermas* esta raíz perdura y, a partir de ella, se producen ramificaciones sucesivas que invaden un gran volumen de suelo. De esta manera, la raíz cumple con sus dos funciones principales: absorción del agua y las sales minerales disueltas en ella y fijación del vegetal. En las *monocotiledóneas* la raíz embrional tiene por lo común una vida relativamente corta y es reemplazada por raíces adventicias que nacen del tallo. En las *pteridófitas* (helechos, equisetos) todas las raíces son adventicias, ya que sus embriones carecen de radícula.

En la mayoría de las *dicotiledóneas* y *gimnospermas* la raíz principal penetra verticalmente en el suelo y resulta una prolongación del eje caulinar (raíz *pivotante*). Las raíces adventicias de las *monocotiledóneas* y helechos forman una especie de cabellera densa (raíces *fasciculadas*). Las raíces pivotantes pueden alcanzar gran profundidad. En la alfalfa (*Medicago sativa*) puede pasar de los 15 metros en suelos suficientemente livianos o porosos. Las raíces fasciculadas son generalmente superficiales y, en las *gramíneas*, rara vez superan un metro de profundidad.

Rp
Za
c

Figura 71. Morfología externa de la raíz. Referencias: *Rp*, región de los pelos radicales; *Za*, zona de alargamiento; *c*, caliptra.

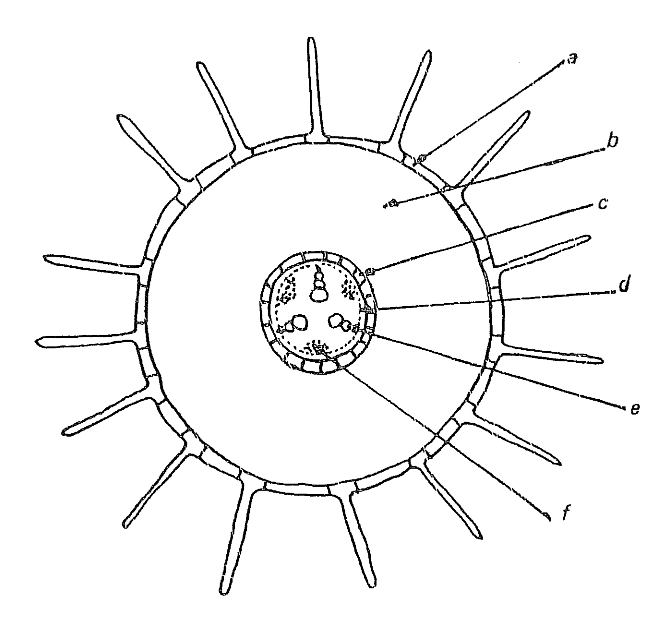


Figura 72. Corte transversal de una raíz a la altura de la zona de los pelos absorbentes. Referencias: *a*, rizodermis; *b*, parénquima cortical; *c*, endodermis; *d*, periciclo; *e*, xilema; *f*, floema.

El aspecto externo de la extremidad radical es muy semejante para especies vegetales distintas (fig. 71). El ápice de la raíz está protegido por un capuchón (*cofia, caliptra* o *pilorriza*) que defiende a la zona meristemática del posible daño mecánico producido por el roce contra las partículas del suelo. Por encima de la caliptra se extiende la *zona de alargamiento*, donde se completa el crecimiento de las células producidas por la región meristemática. Este alargamiento determina que el ápice radical vaya siendo empujado hacia el suelo. Más arriba se ubica la región de los *pelos radicales*, donde se realiza principalmente la absorción. Esta zona tan importante apenas si mide entre uno y unos pocos centímetros. La vida de los pelos radicales (pág. 135) es relativamente corta y, a medida que van muriendo, se van formando nuevos pelos donde termina la zona de alargamiento.

Por encima de la región de los pelos absorbentes se ubica la zona donde hacen su aparición las ramificaciones de la raíz.

Anatomía de la raíz

La estructura anatómica de la raíz puede ser variable pero siempre es más sencilla que la del tallo ya que en ella no existen hojas ni nudos.

En la estructura primaria de la raíz se distinguen tres sistemas de tejidos, producidos como consecuencia de la actividad del meristema apical: el *tegumentario*, el *fundamental* y el *vascular*.

El extremo radical está protegido por la *caliptra*, estructura compuesta por células parenquimáticas que contienen almidón. Se sugirió que la caliptra podría ser el lugar de recepción del estímulo gravitatorio que hace que las raíces sean geotrópicamente positivas y que los amiloplastos actuarían como sensores. Las células de las capas exteriores de la caliptra se van tornando mucilaginosas al tiempo que son destruidas y, de este modo, actúan como un lubricante que facilita la penetración entre las partículas del suelo.

Cuando se efectúa un corte transversal de una raíz primaria a la altura de la zona de los pelos radicales (fig. 72) se puede observar, de afuera hacia adentro, la *rizodermis*, tejido tegumentario, generalmente unistrato, formador de los pelos absorbentes. Las células rizodérmicas que originan pelos se llaman *tricoblastos*. Esta capa epidérmica está recubierta en toda su extensión por una cutícula muy fina. Todas las células epidérmicas, aún las que no forman pelos (*atricoblastos*), contribuyen a la absorción, pero la existencia de los pelos aumenta grandemente la superficie en contacto con el suelo.

En algunas plantas (*orquídeas* y *aráceas* epífitas) es común que la rizodermis esté formada por varias capas de células (6 a 12) constituyendo una *rizodermis múltiple* o *velamen*, cuyas células muertas y vacías poseen lignina dispuesta en forma de bandas en las paredes celulares. Las funciones del *velamen* no son bien conocidas. Hasta hace poco tiempo se suponía que cumplía funciones de protección y de almacenamiento temporario de agua, actuando como una esponja. No obstante, se pudo demostrar que tanto el *velamen* maduro como la *exodermis*, que es su límite exterior, son casi impermeables al agua y a las sustancias disueltas en ella.

Por debajo de la *rizodermis* se hallan una o dos capas de células que la reemplazarán en su función de protección cuando se produzca la muerte de los pelos absorbentes. Esta capa, llamada *exodermis*, está formada por células cuyas paredes están suberizadas y que poseen a veces *bandas de Caspary* (ver más adelante: *endodermis*). La exodermis es el tejido protector habitual que se sitúa por encima de la región de los pelos absorbentes.

Hacia el interior se encuentra el *parénquima cortical*, que ocupa el mayor volumen de la raíz. Normalmente esta gruesa capa presenta células que dejan grandes meatos y que pueden llegar a formar un aerénquima en las plantas acuáticas o palustres. Por lo general este parénquima presenta granos de almidón y, raramente, puede tener cloroplastos. Excepcionalmente, y sobre todo en raíces que persisten largo tiempo, pueden diferenciarse células de colénquima en el tejido cortical, o también volverse esclerenquimatoso. Este último caso suele ocurrir en algunas *monocotiledóneas*.

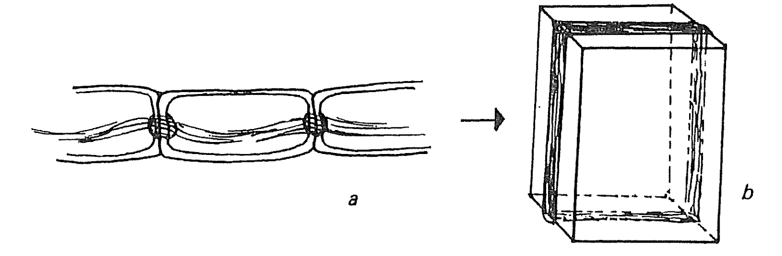


Figura 73. Detalle de las células de la endodermis. *a*: observadas en corte transversal, mostrando las bandas de Caspary; *b*: perspectiva de una célula endodérmica. La banda de Caspary se ubica en las paredes radiales.

La última capa de la corteza es la *endodermis*, formada normalmente por un estrato unicelular que resulta característico en la observación microscópica por la presencia de las *bandas de Caspary*. Estas bandas son el resultado de la deposición, sobre las paredes anticlinales de las células, de una capa de *endodermina*, sustancia impermeable del tipo de la *suberina*, y que impregna también a la laminilla media (fig. 73). En la región de las *bandas de Caspary* no se observan plasmodesmos. El *plasmalema* está fuertemente adherido a la *banda de Caspary*, y esto se puede observar cuando se plasmolizan las células con una solución hipertónica. En este caso el *plasmalema* se retrae, separándose de la pared celular, pero permanece adherido a la pared en la región de la banda. Se cree que esta impermeabilización impide el pasaje de los líquidos siguiendo las paredes celulares, que son permeables y conducen por capilaridad. De este modo, la única vía de entrada al cilindro central sería por el citoplasma de las células endodérmicas y las soluciones deberán atravesar previamente el plasmalema, ejerciéndose así la acción selectiva de esta membrana que permitirá el paso de ciertos iones e impedirá el de otros.

Cuando hay crecimiento secundario de la raíz la corteza es separada y eliminada. Si esto no ocurre, como en casi todas las *monocotiledóneas* y algunas *dicotiledóneas*, las paredes de la *endodermis* sufren modificaciones, depositándose primero una capa de suberina o endodermina sobre la cara interna de la pared celular y, posteriormente, una gruesa capa de celulosa que llega a lignificarse, en especial en la cara tangencial interna (fig. 74). Este fenómeno no ocurre simultáneamente en toda la *endodermis*: el engrosamiento descrito se produce al principio frente al floema, en tanto que frente a los grupos de xilema pueden existir todavía células endodérmicas con *bandas de Caspary* posibilitando la entrada de sustancias al cilindro central. Por este motivo se las llama *células de paso* y pueden permanecer así durante toda la vida de la raíz o sufrir también engrosamientos posteriores.

La endodermis puede estar compuesta por más de una capa de células, como ocurre en especies de la familia de las *compuestas*.

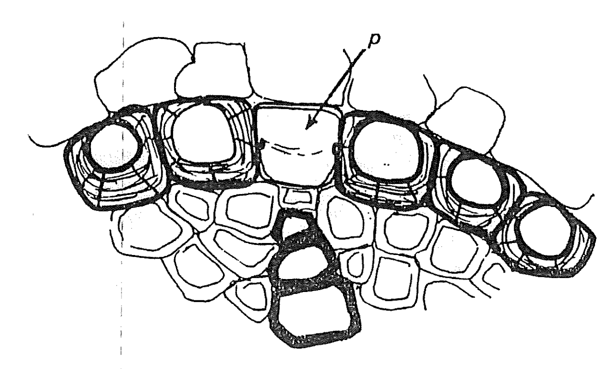


Figura 74. Engrosamiento de las células de la endodermis; se observa una célula de paso (p).

El *cilindro central* de las raíces comprende al *periciclo*, los *tejidos vasculares* y a un *parénquima* de relleno y todos ellos son producidos por la actividad del *pleroma* (ver pág. 89).

El *periciclo* está formado por una —a veces dos— capa de células que limita exteriormente al cilindro central, hallándose contigua a la endodermis. Se trata de un tejido parenquimático que puede ser considerado como un *meristema potencial*, ya que interviene en la formación de las *raíces secundarias* o ramificaciones de la raíz principal; contribuye, al menos parcialmente, en la producción del *cámbium* cuando la raíz va a tener crecimiento secundario y, también en este caso, es el productor del *felógeno*. Las células del *periciclo* son casi siempre diploides, aunque las demás células vecinas sean poliploides.

El *tejido conductor* está formado por el *floema* y el *xilema*. Ambos tejidos se presentan separados (hacecillos alternos) (ver pág. 117) tal como se observa en la figura 72. En algunos casos, el xilema forma un centro sólido con costillas que se extiende hacia el periciclo. En el primer caso, habrá un tejido medular parenquimático y aun con esclerénquima, que no se observa en el segundo.

El desarrollo de los tejidos vasculares sigue un orden *centrípeto*: (fig. 75) tanto el *protoxilema* como el *protofloema* se hallan hacia el periciclo y el metaxilema y metafloema se ubican hacia el centro de la raíz. Se dice entonces que el xilema es *exarco*, por contraposición al tipo más habitual (*endarco*) en que el orden de aparición es centrífugo, como ocurre en el tallo.

El número de hacecillos o grupos xilemáticos y, por consiguiente, floemáticos, es variable y entonces se tendrán raíces diarcas, triarcas, tetrarcas, poliarcas (fig. 76).

Los elementos conductores del *protoxilema* son de diámetro reducido, anillados o espiralados, y su vida es muy corta. Se diferencian al principio a la

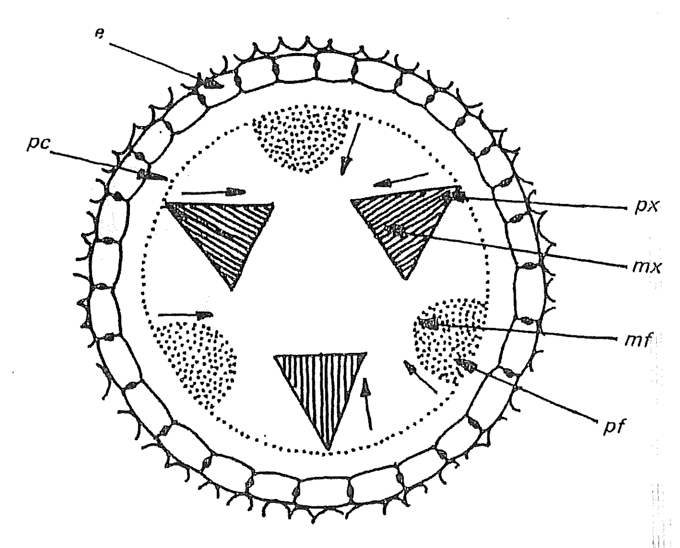


Figura 75. Corte transversal del cilindro central de una raíz triarca mostrando el sentido de diferenciación de los elementos de conducción (indicado con flechas). Referencias: *e*, endodermis; *pc*, periciclo; *pf*, protofloema; *mf*, metafloema; *px*, protoxilema; *mx*, metaxilema.

altura de la zona de los pelos radicales. El *metaxilema* posee elementos de conducción anchos, espiralados o reticulados, con puntuaciones rebordeadas y se va diferenciando mientras el protoxilema cumple con las funciones conductoras.

También el *protofloema* presenta tubos cribosos estrechos, de vida muy breve y que carecen de células anexas, comenzando a diferenciarse muy cerca del ápice radical (fig. 39, pág. 90) ya que deben conducir sustancias elaboradas hacia la región meristemática, que posee un metabolismo muy activo.

Los distintos modos en que puede organizarse el ápice radical en lo que hace al número y posición de las iniciales y los histógenos derivados de ellas fueron expuestos en las páginas 89-91.

En el ápice de la raíz las iniciales presentan muy pocas mitosis, ya que la mayoría de las divisiones celulares se producen a corta distancia de ella. Por este motivo la región del promeristema se llama con frecuencia *ápice quieto* o *centro quiescente*, siendo activa la región periférica a partir de la cual se producen los histógenos (fig. 77). El ápice quieto no puede advertirse en la radícula ni en los primordios de las raíces laterales, lo que equivale a decir que esta región aparece durante la ontogenia de la raíz. Las células del ápice quieto forman una *reserva meristemática* y es posible que intervengan en la

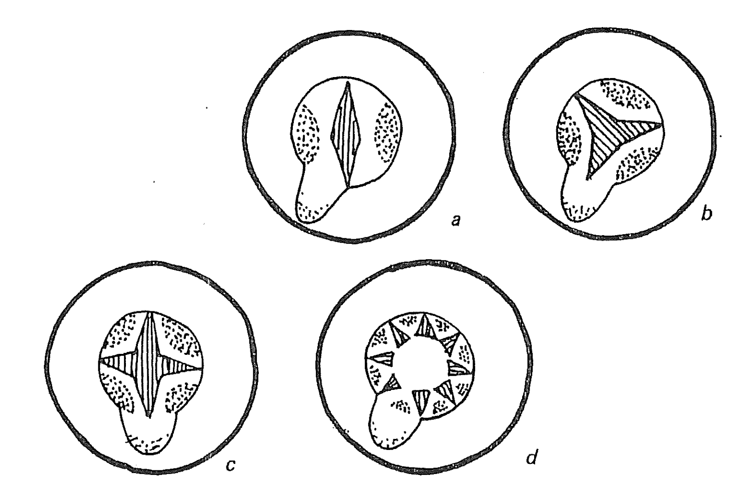


Figura 76. Zonas de aparición de las raíces laterales. *a*: en raíces diarcas; *b*: en las triarcas; *c*: en las tetrarcas; *d*: en poliarcas.

síntesis de hormonas. Morfológica y fisiológicamente pueden distinguirse de las demás células del ápice radical.

La mayoría de las divisiones celulares ocurren, aproximadamente, en los primeros 2 mm desde el ápice radical. Las mitosis siguen un ritmo endógeno: en algunos tréboles de olor (*Melilotus*), por ejemplo, son más frecuentes a mediodía y a medianoche.

En las células en vías de diferenciación son más notables las que producirán el xilema, que aparecen muy alargadas y vacuolizadas, produciéndose luego los engrosamientos típicos de este tejido y la disolución de los tabiques terminales para formar los vasos leñosos (fig. 64, pág. 120).

En las *monocotiledóneas*, donde es raro que las raíces tengan estructura secundaria, el sistema vascular suele ser variado: puede hallarse un solo vaso grande, que correspondería al *metaxilema*, ocupando la parte central de la raíz, pero también hay especies (maíz: *Zea mays*) en las que se forma un anillo de tales vasos, quedando un amplio tejido parenquimático medular.

En la diferenciación de los tejidos de conducción se produce primero el alargamiento y vacuolización de las células que originarán los elementos del *metaxilema*. Luego maduran los primeros *elementos floemáticos* y, finalmente, lo hace el *protoxilema*, vecino al *periciclo*, lo que significa que, en las raíces, los primeros elementos del *floema* maduran antes que los del xilema, a pesar de iniciar su diferenciación un poco más tarde. Esto se explica porque la maduración del floema se alcanza en un tiempo más breve que la de los elementos xilemáticos.

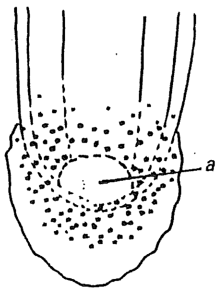


Figura 77. Apice quieto (a). La zona punteada es la de mayor actividad mitótica.

La diferenciación y maduración vascular están controladas por factores externos e internos. Las auxinas transportadas desde el tallo intervienen en el proceso, pero esto ocurre también cuando se cultivan segmentos de raíces *in vitro*, por lo que se sugirió que las auxinas también las puede producir el ápice quieto o la caliptra.

Raíces laterales

Estas raíces, que aumentan enormemente el volumen de suelo explorado, se originan en la periferia del cilindro central, generalmente a partir del *periciclo* y son, por lo tanto, endógenas. En algunos casos la *endodermis* participa en la formación de las raíces laterales.

En las raíces diarcas las raíces laterales aparecen entre los grupos de floema y de xilema (fig. 76); en las triarcas y tetrarcas, frente a los grupos de xilema, y en las poliarcas, frente a los grupos de floema.

Las divisiones periclinales (y más tarde periclinales y anticlinales) del *periciclo* producen un primordio de la raíz lateral (fig. 78). La *endodermis* puede adaptarse, mediante divisiones anticlinales, a la forma de la nueva raíz en nacimiento pero también suele aplastarse y romperse. También se desplazan o rompen las capas celulares del parénquima cortical y, de este modo, el primordio puede emerger al tiempo que se diferencia su propia caliptra y los esbozos vasculares que terminan conectándose con el sistema conductor de la raíz madre.

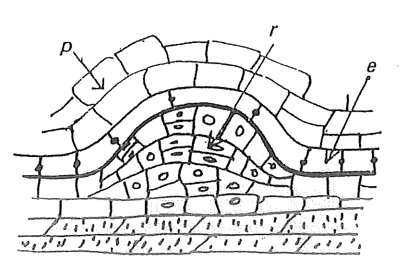


Figura 78. Iniciación de una raíz lateral. Referencias: *p*, parénquima cortical; *e*, endodermis; *r*, primordio de la raíz lateral.

Micorrizas

A menudo numerosos hongos del suelo infectan la capa cortical de las raíces de plantas superiores constituyendo una micorriza (gr.: *miceto*: hongo; *riza*: raíz) que no perjudica al hospedante. Puede ocurrir que el hongo se comporte como un parásito inofensivo, permaneciendo localizado en la región cortical y quitando nutrientes pero sin hacer mayor daño al hospedante. A veces éste puede producir inhibidores que maten al hongo, recuperando así los nutrientes sustraídos. Finalmente, es frecuente que el hospedante aproveche las sustancias minerales u orgánicas que el hongo tomó del suelo y, en este caso, la asociación puede ser útil para ambos organismos (*simbiosis*).

Contrariamente, se conocen ejemplos de plantas superiores (ciertas *orquídeas*) sin clorofila que pueden ser parásitas del hongo, al que destruyen aprovechando sus componentes o la energía que hayan almacenado. A veces un hongo puede conectar con su micelio las raíces de una planta sin clorofila con las de otra que la tenga y entonces actúa como un intermediario para que la planta parásita viva a expensas de la otra.

Existen formas de transición entre el parasitismo inofensivo y la dependencia unilateral de una planta superior con respecto al hongo parásito.

La mayoría de las plantas superiores tienen sistemas micorrízicos.

Cuando se establece una micorriza las hifas de los hongos actúan como órganos de absorción.

Las micorrizas nunca pasan de la *endodermis* ni invaden al meristema apical. Cuando un hongo atraviesa la endodermis se trata de un caso de parasitismo donde las defensas del hospedante han fallado.

Se conocen dos grupos de micorrizas: *ectomicorrizas* y *endomicorrizas*. Las primeras se desarrollan *entre* las células de la corteza radical. Las *endomicorrizas* invaden el *interior* de las células. En ambos casos el micelio del hongo ocupa también parte del volumen del suelo que rodea a las raíces.

En las *ectomicorrizas* el micelio del hongo forma una especie de red que recubre a las células y también al exterior de la raíz, formando un manto entre ésta y el suelo. A veces puede quedar envuelto el ápice radical y las partes tiernas de la raíz, haciendo que ésta no esté en contacto con el suelo y, por lo tanto, todas las sustancias deberán atravesar este manto para llegar a los elementos de conducción. Este tipo se considera filogenéticamente más avanzado que el de las *endomicorrizas*. Se conocen formas intermedias o de transición entre las ecto y endomicorrizas. Estas últimas son las más comunes y presentan mayor variabilidad morfológica. En las *ectomicorrizas* el balance simbiótico es tan delicado que en muchos casos ambos simbiontes no pueden vivir separados (simbiosis obligatoria).

Las *ectomicorrizas* suelen producir antibióticos que parecen proteger a las raíces hospedantes de los ataques de microorganismos patógenos.

La existencia de las asociaciones micorrízicas parece estar condicionada a las condiciones ambientales y, sobre todo, a las características y fertilidad del suelo. Se mencionaron muchos ejemplos en que el cultivo de una especie exótica puede fracasar al fallar el establecimiento de la micorriza específica[1]

Crecimiento secundario de la raíz

El crecimiento secundario es típico en las raíces de *dicotiledóneas* y de *gimnospermas*, aunque hay *dicotiledóneas* en las que aquéllas permanecen en estado primario.

Es el tipo más común, el *cámbium* aparece al principio en forma de bandas frente a los grupos de *floema*, diferenciándose a partir de restos procambiales que permanecen en ese lugar durante el desarrollo primario. A partir de estas bandas el *cámbium* continúa diferenciándose entre el *floema* y el *xilema* (fig. 79) hasta alcanzar la región del periciclo.

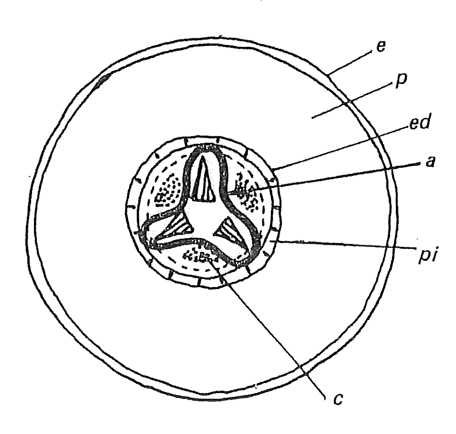


Figura 79. Iniciación del crecimiento secundario de la raíz. La banda cambial (a) se representa con una línea gruesa. Referencias: *e*, exodermis; *p*, parénquima cortical; *ed*, endodermis; *pi*, periciclo; *c*, cilindro central.

El *periciclo* se transforma en *cámbium* frente a los grupos del xilema y, de este modo, queda completado el anillo cambial, que presenta forma sinuosa en los cortes transversales. En condiciones naturales la actividad del *cámbium* parece ser iniciada por el aporte de sustancias que provienen de la parte aérea de la planta, en especial del ápice caulinar. Como consecuencia de la actividad cambial, que al principio se produce frente a los haces floemáticos, el xilema secundario recién formado va llevando al cámbium hacia afuera hasta que éste adopta la forma circular que se ve en los cortes transversales.

Después de iniciado el crecimiento secundario se produce la aparición de

[1] Sobre este tema, véase F. H. Meyer (1974): *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 25 : 567-586.

una *peridermis* que reemplazará al tejido tegumentario primario. El *felógeno* deriva de la actividad del *periciclo* que mediante divisiones periclinales y anticlinales de sus células, incorpora nuevos tejidos (*súber*) que producen, juntamente con los que resultan de la actividad cambial, tensiones y rupturas en los tejidos corticales hasta que éstos mueren y se desprenden. La actividad de este *felógeno* suele durar solamente un período de crecimiento; luego éste es reemplazado por un nuevo *felógeno* que aparece más internamente, sobre todo en la parte no funcional del floema. Como ocurre en los tallos, aparece entonces un *ritidoma*.

En las raíces de plantas herbáceas, cuyo crecimiento secundario no es muy pronunciado, el *cámbium* suele producir gran cantidad de células parenquimáticas. En muchos casos, la corteza primaria puede persistir, ya que sus células presentan divisiones sincronizadas con el crecimiento en grosor de la raíz. La producción de súber suele ser muy escasa.

En las dicotiledóneas leñosas aumenta la proporción de elementos con paredes secundarias lignificadas.

En las *gimnospermas*, la organización es semejante a la que se observa en *dicotiledóneas*.

En los cortes transversales de las raíces leñosas puede resultar muy dificultosa la distinción con respecto al tallo, sobre todo después de algunos años de crecimiento. Al principio puede establecerse la identidad por la posición de los elementos del protoxilema y del metaxilema, ya que en la raíz el protoxilema ocupa una posición contigua a la del xilema secundario. Tanto en el xilema como en el floema primarios de la raíz sus elementos conductores se obliteran totalmente al cabo de poco tiempo. Por otra parte, en la corteza y en el leño de los tallos viejos hay una mayor proporción de elementos lignificados, en tanto que en las raíces se hallan, comparativamente, más elementos parenquimáticos que tienen función de reserva.

A menudo ocurren fusiones entre las raíces de árboles vecinos, sobre todo en los climas tropicales y templados. El fenómeno tiene completa semejanza con los los injertos por aproximación. Se sugirió que este hecho puede ser importante para explicar la difusión de algunas enfermedades en las plantas.

Estructura secundaria atípica de la raíz

En la estructura anatómica de las raíces de reserva aparecen distintas variaciones como consecuencia de la adaptación de estos órganos para esa función especial. A veces el órgano resulta mixto, ya que comprende a la raíz propiamente dicha pero incluye al hipocótilo, que también engruesa, como ocurre en el rabanito (*Raphanus sativus*), donde proliferan el parénquima medular y el xilemático. Este parénquima producirá también el *cámbium*, que originará luego más parénquima, juntamente con los elementos vasculares. En el hinojo (*Foeniculum vulgare*) y zanahoria (*Daucus carota*), el crecimiento secundario es el normal pero hay un gran desarrollo de los parénquimas floemático y xilemático.

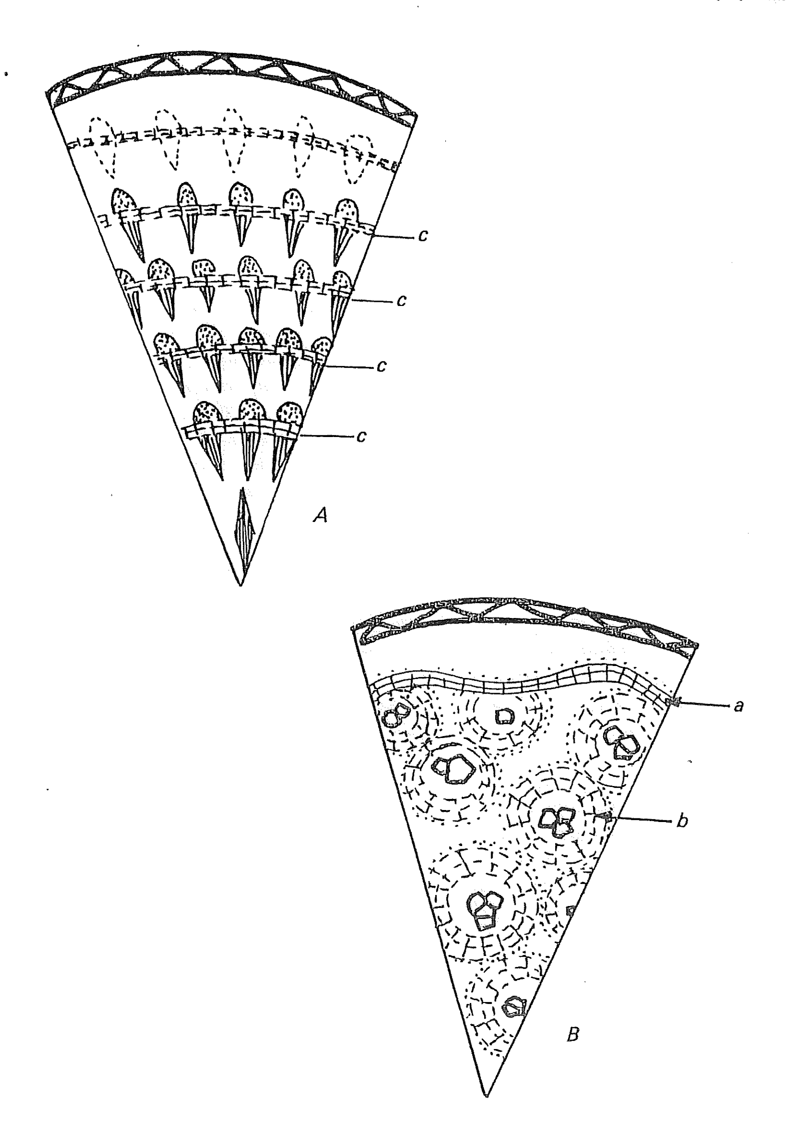


Figura 80. Crecimiento atípico de algunas raíces. *A*: remolacha (*Beta vulgaris* var. *rapacea*); *B*: batata (*Ipomoea batatas*). Referencias: *a*, cámbium normal; *b*, cámbium atípico; *c*, cámbiumes concéntricos.

En la remolacha (*Beta vulgaris* var. *rapacea*) se observa un crecimiento anómalo, ya que aparecen varios anillos cambiales concéntricos por fuera del cilindro vascular central, que es normal (fig. 80 *A*). Estas células cambiales se originan en el periciclo y en el floema produciendo bandas angostas de haces conductores separados por anchos radios parenquimáticos.

En la batata (*Ipomoea batatas*) se origina también un *cámbium* atípico en el parénquima que rodea a los vasos (fig. 80 *B*). Este *cámbium* produce unos pocos elementos conductores y laticíferos y mucho parénquima de reserva. Por otra parte, también se observa un *cámbium* normal y esto explicaría la presencia de elementos floemáticos mezclados con el xilema secundario.

Raíces adventicias

Las raíces adventicias son aquellas que nacen fuera de su sitio habitual, es decir que no provienen de la radícula o de las ramificaciones normales de la raíz. Las raíces adventicias pueden hallarse en los nudos, entrenudos y hojas y su aparición es muchas veces normal para diferentes especies. En otras puede inducirse la aparición de dichas raíces colocando fragmentos de tallos u hojas en condiciones especiales, a veces recurriendo al empleo de sustancias reguladoras del crecimiento (hormonas de enraizamiento). Esta práctica es muy importante en la multiplicación vegetativa de muchas especies de gran valor económico: forestales, frutales y muchas plantas ornamentales.

Como se expresó al principio de este capítulo, las raíces adventicias forman la totalidad del sistema radical en las plantas vasculares inferiores (*pteridófitas*). También tienen este origen la mayoría de las raíces de las *monocotiledóneas* y las de *dicotiledóneas* que poseen rizomas o estolones.

Las raíces adventicias son endógenas y su sistema vascular se conecta con el del órgano en que aparecen.

En los gajos herbáceos de tallos jóvenes de las *dicotiledóneas* y *gimnospermas* aparecen por lo común a partir del parénquima interfascicular y en los más viejos (tallos leñosos) se originan en los radios parenquimáticos y próximas al *cámbium*.

Es frecuente que se forme un tejido calloso en la zona del corte realizado para hacer un gajo, y a partir de las células de este callo o en tejidos próximos al mismo se originan las raíces adventicias.

Si se poda la raíz que ya posee estructura secundaria se pueden originar raíces nuevas a partir del *cámbium* vascular o en el *cámbium* regenerado por el crecimiento del tejido calloso. Como estas nuevas raíces no se originan en el *periciclo*, que es el lugar normal de aparición de las raíces laterales, merecen ser también consideradas como adventicias. La aparición de estas raíces es fundamental cuando se espera tener éxito en el trasplante de árboles y arbustos a raíz desnuda, que es una práctica habitual con especies forestales, frutales y ornamentales.

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. II. Organs. E. Arnold. G. Bretaña, pp. 5-44.
Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw-Hill. Tokio, pp. 277-292.
Esau, K. (1969): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, pp. 485-543.
——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley. N. York, pp. 170-202.
——— (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Hemisferio Sur, Buenos Aires, pp. 201-239.
Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2° ed., Labor. Barcelona-Buenos Aires, pp. 197-229.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín, Barcelona-Buenos Aires, pp. 132-137.

VII. MORFOLOGIA DEL TALLO

Morfología externa

Como consecuencia de la presencia de las hojas, insertadas en los nudos, la estructura del tallo es más compleja que la correspondiente a la raíz. La diferente longitud que pueden alcanzar los entrenudos hace que el aspecto del tallo sea variable: alargado cuando los entrenudos son largos o muy condensado en las plantas que tienen hojas dispuestas en roseta. La morfología del tallo puede estar modificada más o menos profundamente según el sitio donde crece y las condiciones del clima y del suelo: tallos subterráneos, aéreos, acuáticos, trepadores, etcétera. Algunas de estas adaptaciones serán estudiadas más adelante.

Como ya se expresó (pág. 5), el *cormo* constituye el eje de las plantas superiores y está formado por la *raíz* y el *vástago* y este último se diferencia en *tallo* y *hojas*. El *tallo* sirve de vinculación entre las *raíces*, órgano fijador y absorbente, y las *hojas*, donde se realiza la fotosíntesis. De este modo, el tallo cumple varias funciones: soporte para las hojas, flores y frutos, vía de circulación de la savia y almacenamiento de sustancias de reserva y de agua. Además, puede estar modificado para llevar a cabo la fotosíntesis, reemplazando total o parcialmente a las hojas, servir como órgano de multiplicación, etcétera.

El tallo crece en longitud por su parte apical (*yema*), donde se halla el meristema derivado del embrión. La yema es un rudimento del vástago (fig. 81 *A*) y cortándola longitudinalmente (fig. 81 *B*) pueden apreciarse los primordios foliares, combados hacia el punto vegetativo y protegiéndolo.

En muchas yemas los primordios foliares están protegidos a su vez por hojas modificadas (*pérulas*) con aspecto escamoso y que se disponen en forma apretada encerrando a los primordios foliares. Las *pérulas* suelen tener tejidos secretores de sustancias pegajosas que contribuyen a una mejor defensa contra la desecación y son comunes, sobre todo, en las plantas de hojas caducas.

Al comenzar la época de la brotación, las pérulas se desprenden, dejando al caer numerosas cicatrices muy próximas, y el meristema apical reanuda su actividad a medida que se van expandiendo los primordios foliares. Al examinar una rama pueden reconocerse los distintos períodos vegetativos cuando se localizan las regiones de las cicatrices de las pérulas. En las yemas no peruladas (lechuga: *Lactuca sativa*; repollo: *Brassica oleracea*) la protección de los

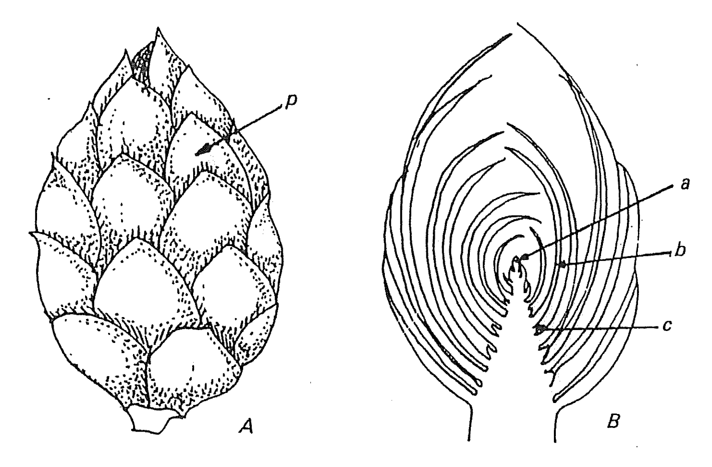


Figura 81. Esquema de una yema. *A*: vista exterior mostrando las pérulas (p), *B*: corte longitudinal de la misma mostrando el ápice vegetativo (a), los primordios foliares (b) y los primordios de las yemas axilares (c).

primordios foliares depende de las hojas más externas que aún no han completado su expansión.

Juntamente con la reanudación del crecimiento y la formación de nuevos primordios foliares, se va completando la expansión de las hojitas ya preformadas en la yema y, al mismo tiempo, se produce el alargamiento de los entrenudos (fig. 82), con lo que el joven vástago adquiere la fisonomía propia de su especie.

Puede notarse que en el vástago las hojas se producen en sentido *acrópeto*

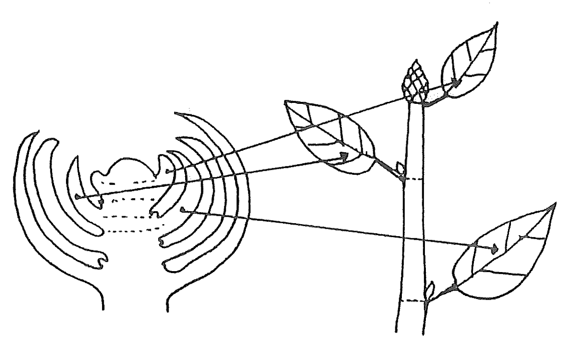


Figura 82. Corte longitudinal de una yema y aspecto del tallo derivado de ella (muy esquemático).

(gr.: *acros*: superior, extremo; lat.: *petere*: dirigirse) ya que las más maduras están en la parte inferior y las recién iniciadas se hallan muy cerca del ápice.

El lugar de inserción de la hoja en el tallo se llama *nudo*. El segmento de tallo comprendido entre dos nudos es el *internodio* o *entrenudo*.

Filotaxis

(gr.: *filo*: hoja; *taxis*: ordenación)

Como puede notarse al examinar una rama con hojas, éstas se disponen de un modo regular para cada especie y esta ordenación ya se pone de manifiesto al observar la estructura de una yema. A su vez, esta distribución de las hojas se advierte en la ubicación de los primordios foliares que se forman en la región meristemática apical. Se sugirió que al formarse un primordio foliar se produce en torno a él una *región* o *campo de detención* donde queda inhibida la facultad de formar otros primordios. Cuando la base de un primordio foliar abarca algo más de la mitad del futuro nudo, solamente podrá formarse una hoja por nudo. Cuando ocupa la mitad o poco menos podrá formarse un par de hojas opuestas en ese nudo. Cuando los primordios son muy pequeños cabe la posibilidad de que existan varias hojas en un nudo, constituyendo un *verticilo*.

Los ángulos que forman entre sí distintas hojas consecutivas (*ángulo de divergencia*) tienen un valor casi constante en cada especie y por ello las hojas se distribuyen de un modo regular (*regla de la equidistancia*). Cuando las hojas se disponen en verticilos, la línea media de una de ellas será bisectriz del ángulo que forman las líneas medias de dos hojas del verticilo inferior o superior. Dicho de otro modo, las hojas de un verticilo *alternarán* con las ubicadas por encima o por debajo de ellas (*regla de la alternancia*). Esta disposición casi matemática es fácil de observar, sobre todo en las flores cíclicas dialipétalas, pero también en las que tienen sus piezas dispuestas en espiral y en las ramas foliosas de la mayoría de las plantas.

Si bien en las flores son frecuentes los verticilos polímeros (3 piezas por ciclo en las flores de *monocotiledóneas* y 4 ó 5 en las *dicotiledóneas*), también puede haber hojas verticiladas (fig. 83 *A*) en las partes vegetativas (hojas del laurel rosa: *Nerium oleander*, etcétera). Más frecuentes son las hojas opuestas, es decir, aquellas que se presentan de a pares en cada nudo (verticilos *dímeros*). En este caso, y cumpliendo con la regla de la alternancia, un par de hojas opuestas se dispone en ángulo recto con respecto a los pares vecinos (disposición *decusada*: fig. 83 *B*) tal como se ve en los ligustros (*Ligustrum*), muchas especies de la familia de las *labiadas*, etcétera.

La condición más habitual es la de una hoja por nudo (disposición *esparcida*) (fig. 83 *C*). Si sobre el tallo se unen con una línea helicoidal los puntos de inserción de hojas sucesivas se habrá trazado la *espiral fundamental* (fig. 84). En esta figura puede verse que los puntos de inserción de las hojas se ubican en determinadas generatrices del cilindro, llamadas *ortósticos*.

En muchas *gramíneas* y otras *monocotiledóneas* las hojas se disponen de a



Figura 83. Disposición de las hojas en el tallo. *A*: verticiladas, en laurel rosa (*Nerium oleander*); *B*: decusadas, en menta (*Mentha*); *C*: esparcidas, en palán-palán (*Nicotiana glauca*).

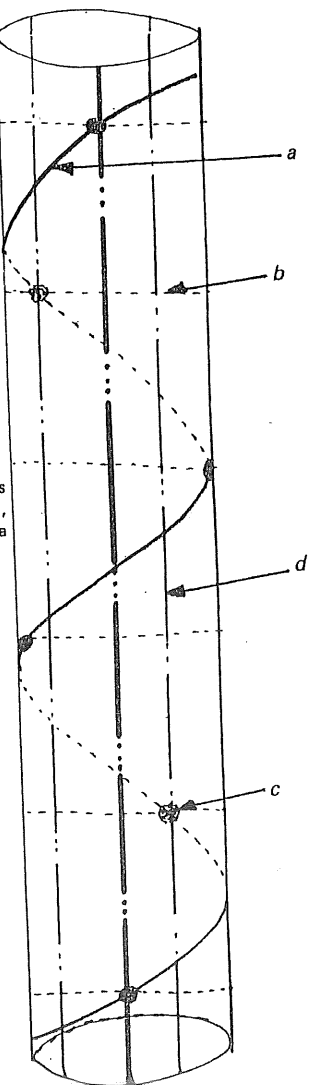


Figura 84. Esquema teórico de un tallo con hojas de disposición esparcida (alternas). Referencias: *a*, espiral fundamental; *b*, nudo; *c*, inserción de la hoja; *d*, ortóstico.

una por nudo y en dos ortósticos opuestos (fig. 85 *A*) y esta disposición se llama *dística*. Las hojas parecen disponerse siguiendo el movimiento de un péndulo cuyo plano de oscilación permanece fijo. Si el plano de oscilación rota lentamente se pasa a la *espirodistiquia* (fig. 85 *B*), que representa una disposición intermedia entre la dística y la esparcida.

La filotaxis puede expresarse como una fracción cuyo numerador indica el número de vueltas que da la espiral fundamental para que, partiendo de una hoja determinada, se llegue a otra ubicada sobre el mismo ortóstico. El denominador queda expresado por el número de hojas que se ubican en ese trayecto sin contar la inicial o, mejor aún, por el número de entrenudos que se cuentan entre un extremo y otro de este fragmento de la espiral. Así, en los tallos con hojas dísticas, la filotaxis será 1/2, ya que se debe recorrer una vuelta de la espiral fundamental para hallar una hoja ubicada sobre el ortóstico de partida y en el trayecto se encontrarán dos entrenudos. En la figura 84 la filotaxis será 2/5: deben darse dos vueltas a la espiral y se hallarán cinco entrenudos en ese recorrido.

Aunque la disposición no siempre es tan precisa, debido a la influencia de factores ambientales, los números más frecuentes con que se expresa la filotaxis son los siguientes: 1/2 para las hojas dísticas, tal como ocurre en las *gramíneas*; 1/3 para las *ciperáceas*; 2/5 como en el rosal (*Rosa*) y el laurel (*Laurus nobilis*); 3/8 para los repollos (*Brassica oleracea*); 5/13 para algunas plantas carnosas en roseta, como los *Sempervivum*, y las hojas de algunas especies del género *Picea* (pinos spruce); 8/21 para la distribución de las flores en algunos capítulos de *compuestas*, etcétera.

Puede observarse que tanto los numeradores como los denominadores de estas fracciones siguen una serie de Fibonacci (0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, etc.) que se logra sumando dos términos sucesivos para hallar el tercero. Si se calcula el ángulo de divergencia de las hojas en los términos superiores de la serie se nota que el mismo se acerca al valor límite de 137° 30′. Por ejemplo: en la filotaxis 13/34 se multiplicarán 13 vueltas por 360° en cada una, lo que da 4680°. Si este valor se divide por el número de hojas (34) resultará el ángulo antes mencionado de 137,5°, que divide a la circunferencia de manera irracional, de tal modo que no habría ortósticos comunes y cada hoja tendría el suyo propio y exclusivo. Esta tendencia asegura la menor superposición posible entre las distintas hojas y un mejor aprovechamiento de la luz incidente.

Conviene repetir que estas divergencias superiores rara vez se dan con exactitud en las plantas, lo que se debe a múltiples factores ambientales. También se apartan algo de la regla los términos inferiores y, muchas veces, la determinación práctica de la filotaxis presenta grandes dificultades ya que no es sencillo establecer con seguridad cuándo una hoja se halla exactamente sobre el mismo ortóstico de otra, pero las relaciones que aquí se presentan muestran la tendencia en la sucesión foliar para aprovechar de manera óptima la radiación.

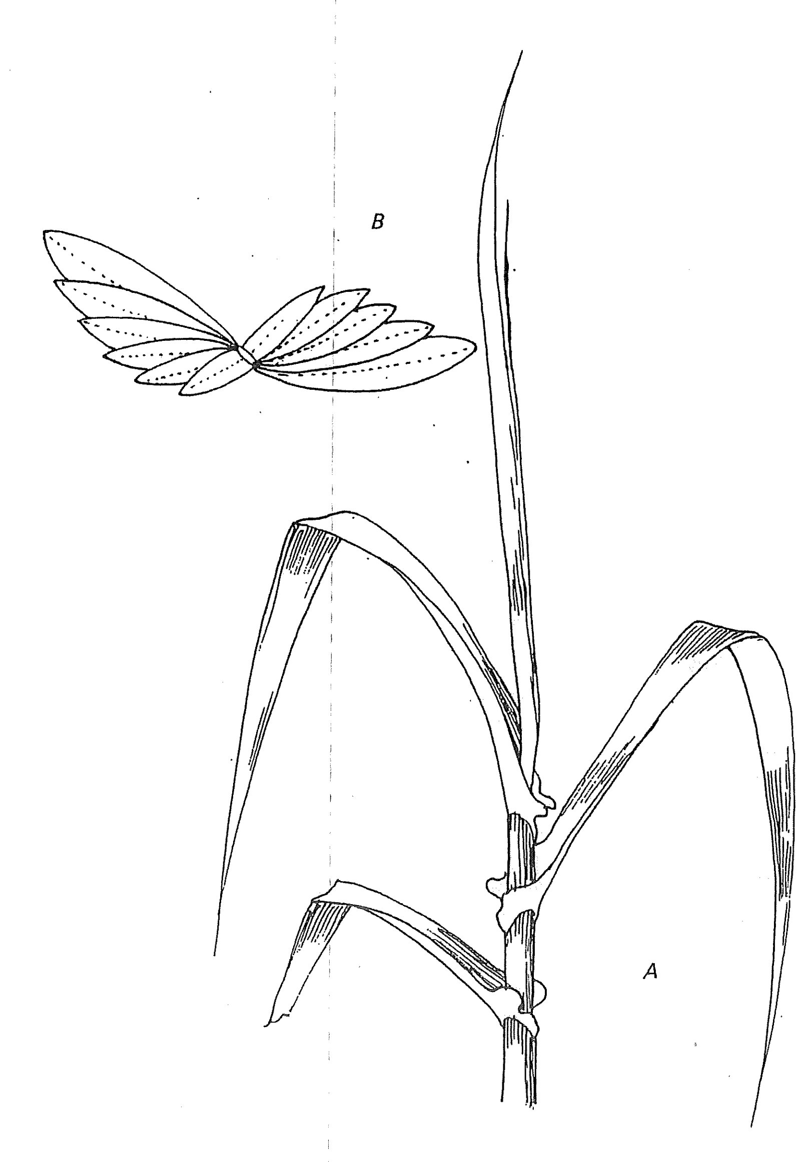


Figura 85. Distiquia y espirodistiquia. *A*: hojas en disposición dística (caña de Castilla: *Arundo donax*); *B*: espirodistiquia (*Gasteria*).

Sistemas de ramificación del tallo

En los cormófitos la ramificación del tallo puede producirse de dos maneras: en algunos *pteridófitos* (*Psilotum*, licopodios, etc.) hay una división del ápice vegetativo que produce dos ramas terminales (*dicotomía verdadera*), en tanto que en los grupos superiores (helechos, equisetos y fanerógamas) la ramificación es siempre *lateral* y producida por la actividad de *yemas axilares.*

Normalmente se encuentra una sola yema axilar en cada nomofilo (*hoja tectriz*) pero en algunos casos pueden existir varias (*yemas múltiples*). En algunas plantas las yemas múltiples se disponen siguiendo una generatriz del tallo (yemas *seriales*), como puede observarse en el mburucuyá (*Passiflora coerulea*) y acacia negra (*Gleditsia triacanthos*) (fig. 86 *A*). En otras se disponen transversalmente, una al lado de la otra (yemas *colaterales*), como en el ajo (*Allium sativum*), en el que cada "diente" es una yema (fig. 86 *B*), o en las inflorescencias de los bananos (*Musa*), donde las yemas que originarán a las flores —y frutos— se disponen como los dedos de la mano.

En algunos casos atípicos parece ser que la hoja tectriz careciera de yema axilar. Ello se puede deber a que la yema se suelda con el eje madre y, al crecer éste, arrastra a la yema, que parece insertarse más arriba de la hoja tectriz. Este fenómeno se llama *concaulescencia* (fig. 86 *C*) y se observa en algunas *solanáceas* y en *Cuphea*. Existen casos en que la yema axilar se suelda con la hoja tectriz, siendo arrastrada por ésta al crecer (*recaulescencia*) (fig. 86 *D*). A veces la soldadura se realiza con el pecíolo de la hoja tectriz y entonces parece que la rama no tuviese hoja tectriz. Los casos de *recaulescencia* son frecuentes en las inflorescencias.

En los brotes que se producen como consecuencia del crecimiento de las yemas axilares, la primera o cada una de las dos primeras hojas que aparecen se llaman *profilos* (gr.: *pro*: ante, adelante; *phyllon*: hoja). Estas hojas ocupan posiciones distintas a las habituales en las demás hojas del mismo vástago. En las *dicotiledóneas* se observan dos profilos a uno y otro lado del plano medio de la hoja tectriz (fig. 87 *A*). En las *monocotiledóneas* hay un solo profilo, biaquillado, ubicado entre el eje madre y la ramificación (fig. 87 *B*) y se supone que resulta de la unión de dos profilos laterales.

El sistema de ramificación propio de cada especie otorga a las plantas su aspecto particular. Cuando el eje principal crece verticalmente la planta es erecta y se dice que su eje es *ortótropo*, produciendo ramas laterales más o menos inclinadas que, a su vez, pueden ramificarse: pinos (*Pinus*), eucaliptus (*Eucalyptus*), y la mayoría de los árboles. Si el eje principal crece paralelo al suelo (*plagiótropo*), la planta es reptante, tendida o rastrera y, en este caso, suele ocurrir que sus ramificaciones crezcan erectas (muchas *gramíneas* y plantas rizomatosas).

Debe hacerse notar que no todas las yemas formadas originarán ramificaciones. Si así fuera, el sistema de ramas sería muy complejo y resultaría inevitable la superposición de órganos fotosintéticos. En los *árboles* solamente brotan las yemas de los extremos de las ramas, en tanto que las que ocupan

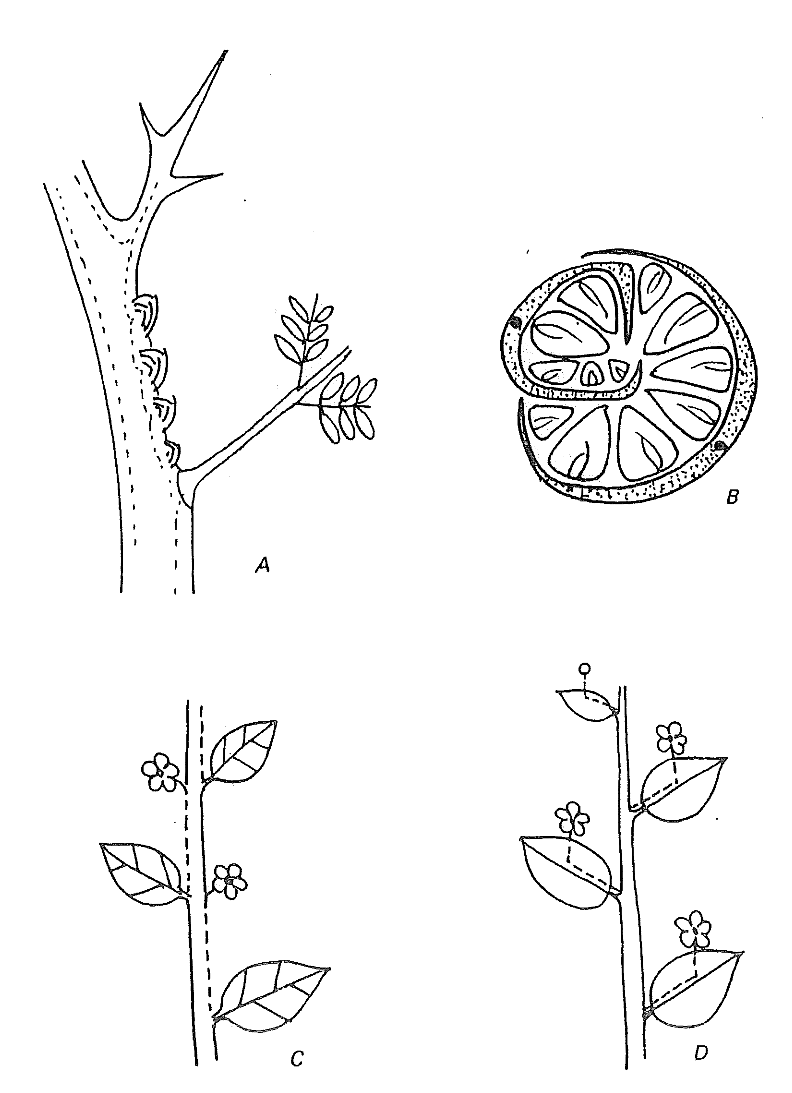
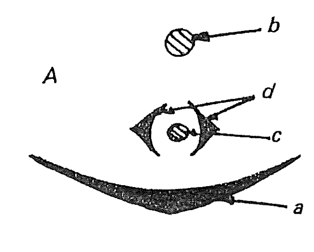


Figura 86. *A, B*: Yemas múltiples. *A*: yemas seriales (acacia negra: *Gleditsia triacanthos*): la yema distal produjo una espina caulinar; *B*: yemas colaterales (ajo: *Allium sativum*) (Punteado: hojas tectrices); *C*: concaulescencia: la yema axilar se suelda al tallo a lo largo de un entrenudo y luego remata en flor; *D*: recaulescencia: la yema axilar se suelda a la hoja tectriz y remata en flor.



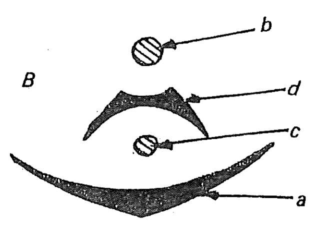


Figura 87. Profilos. *A*: en dicotiledóneas; *B*: en monocotiledóneas. Referencias: *a*, hoja tectriz; *b*, eje madre; *c*, ramificación; *d*, profilo.

posiciones inferiores quedan dormidas, pudiendo permanecer en ese estado por muchos años. Esta característica puede tener importancia práctica ya que en las *podas de rejuvenecimiento*, que se pueden hacer para reconstituir la copa de ciertos frutales, se aprovecha la existencia de estas yemas. Lo mismo ocurre en la regeneración de la copa de árboles forestales que fueron aserrados. En los *arbustos* brotan las yemas basales o medias y por eso se los distingue de los árboles, ya que no tienen, como aquéllos, un eje o tronco principal y se ramifican muy cerca del suelo.

Macroblastos y braquiblastos

Las yemas de numerosos árboles y arbustos pueden producir dos tipos de tallos: algunos son de crecimiento indefinido, con entrenudos largos y hojas más o menos esparcidas, llamados por ello *macroblastos*. Otras producen tallos de crecimiento más o menos definido o limitado, con entrenudos cortos y hojas dispuestas en roseta, y se los llama *braquiblastos*. En las distintas especies de pinos (*Pinus*) y de cedros (*Cedrus*), los macroblastos poseen hojas escuamiformes en cuyas axilas se producen cortos braquiblastos que llevan un número variable de hojas aciculares: en los pinos de 1 a 5 y en los cedros muchas más, hasta una veintena. Después de cierto tiempo, los pinos voltean estos braquiblastos, de modo que la caída de las hojas aciculares se hace juntamente y aún unidas al eje corto que las sostenía. En los calafates (*Berberis*), la hoja tectriz, transformada en espina trífida, lleva en la axila un braquiblasto con hojas arrosetadas, donde también se producen las flores. En el peral (*Pyrus communis*) y el manzano (*Malus sylvestris*), los braquiblastos

tienen gran importancia ya que sobre ellos se producen las flores. Los fruticultores reconocen distintos nombres (dardos, brindillas, lamburdas) para estos braquiblastos, basándose en su morfología y capacidad para producir flores.

Monopodios y simpodios

Cuando en una planta prevalece el eje principal, cuyo ápice permanece en forma indefinida, se dice que su ramificación es *monopodial* (fig. 88 *A*). Esta característica es común en las *coníferas* (*Pinus, Cedrus, Araucaria*, etc.) y en muchos otros grupos de plantas, así como en los *racimos*, ya que esta inflorescencia (ver el próximo punto) es un monopodio.

Si el eje principal interrumpe su crecimiento, ya sea por la muerte de su yema apical o porque ésta se transforma en una flor, y una o varias yemas laterales producen ramas que ocupan su lugar, se dice que la ramificación es *simpodial*. Esto ocurre, por ejemplo, en catalpa (*Catalpa bignonioides*) (fig. 88 *B*), morera (*Morus*) y otras especies arbóreas y arbustivas. A veces resulta difícil determinar el tipo de ramificación pero el examen cuidadoso de la posición de las cicatrices de las yemas muertas y las de las hojas tectrices permite aclarar el problema. Un buen ejemplo de crecimiento simpodial se puede hallar en los rizomas de los lirios (*Iris*) (fig. 88 *C*).

Muchas plantas cultivadas presentan rizomas que crecen habitualmente según este último patrón: banano (*Musa*), caña de Castilla (*Arundo donax*), garaví o sorgo de cuatro años (*Sorghum almum*), etcétera.

En estos casos, la yema terminal se vuelve geotrópicamente negativa y origina vástagos aéreos y el rizoma continúa su crecimiento por la actividad de yemas axilares que, a su vez, darán también tallos aéreos.

Algunos rizomas crecen principalmente de manera monopódica: el eje principal se desarrolla en forma subterránea y más o menos rápidamente y los vástagos aéreos se originan en yemas axilares. Debido a esta característica, estas plantas tienen tendencia a ser muy invasoras, como ocurre con el sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*) y otras *gramíneas*.

Inflorescencias

Todo sistema de ramificaciones que remata en flores se llama *inflorescencia*. Las hojas tectrices de esas ramificaciones son los *hipsofilos* o *brácteas* y el comienzo de la inflorescencia está dado por el lugar de inserción del *último nomofilo*.

Las inflorescencias son casos particulares de los distintos modos de ramificación y en ellas suelen brotar la mayoría de las yemas ubicadas en las axilas de las hojas tectrices, por lo que el sistema de ramas se puede volver muy complejo y presentar gran variedad de formas. Esto origina también una

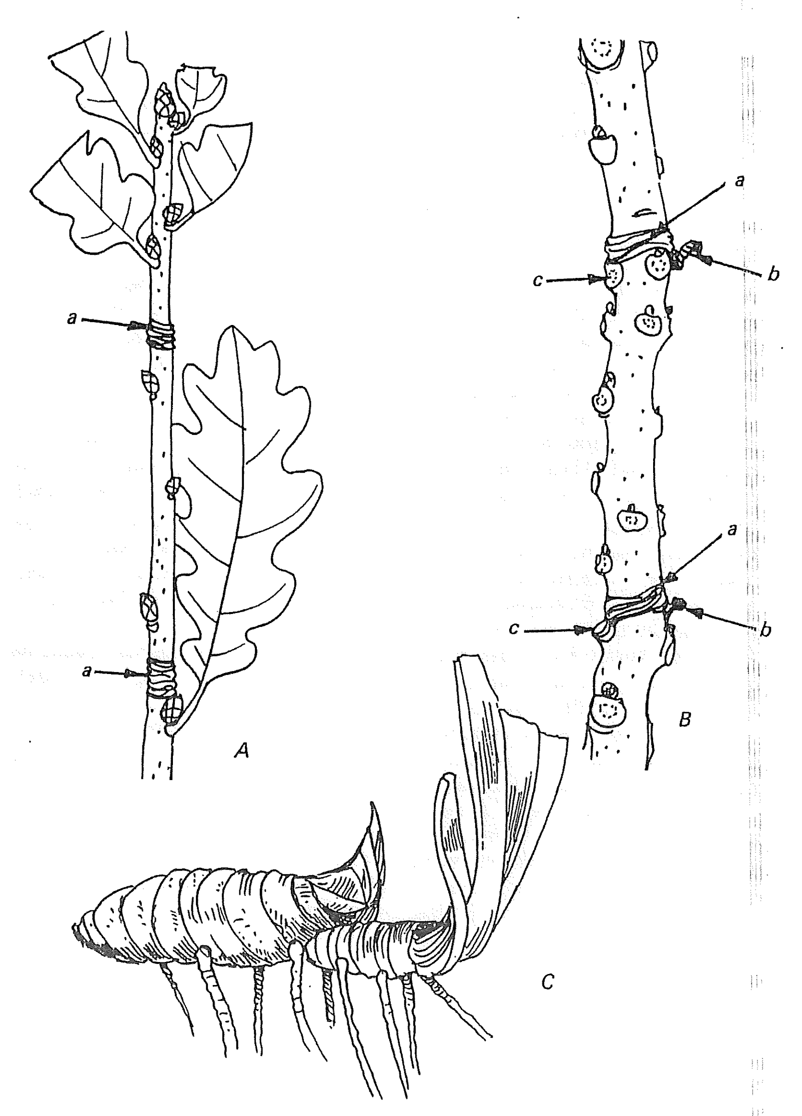


Figura 88. Distintos tipos de ramificación. *A*: monopodial (roble europeo: *Quercus robur*); *B*: simpodial (catalpa: *Catalpa bignonioides*). Referencias: *a*, cicatrices de las pérulas; *b*, yemas apicales muertas; *c*, cicatrices de las hojas tectrices de las ramificaciones. *C*: rizoma simpodial de lirio (*Iris*).

terminología mucho más rica que la correspondiente a la ramificación en la parte vegetativa. La diversidad apuntada y la constancia específica de este carácter hace que resulte muy útil en los estudios sistemáticos.

La presencia de las inflorescencias se justifica, desde un punto de vista ecológico, porque la mayoría de las flores son pequeñas pero, cuando se reúnen en gran número, se vuelven muy llamativas y atraen así a los polinizadores. De esta manera, un capítulo de una *compuesta*, un racimo de glicina (*Wisteria sinensis*) o de repollo (*Brassica oleracea*), una umbela de zanahoria (*Daucus carota*) o hinojo (*Foeniculum vulgare*), se comportan como si fueran una flor, aunque se trate de una reunión de flores pequeñas.

Cuando las flores son solitarias (tulipán: *Tulipa gesneriana*; amapola: *Papaver*), algunos autores consideran que se trata de inflorescencias unifloras, pero, en la práctica, en estos casos no deberían considerarse como tales ya que, por definición, no hay inflorescencia.

En una inflorescencia pueden distinguirse, aparte de las flores, las siguientes regiones: el *pedúnculo*, que es la parte del tallo que soporta al raquis o al receptáculo común y que se inicia en el último nomofilo, terminando al aparecer los primeros pedicelos o ramificaciones del raquis. Cuando el pedúnculo sale de un tallo subterráneo (cebolla: *Allium cepa*; azucena: *Lilium*) se lo llama *escapo*. El *eje* o *raquis* es la parte del tallo que lleva las ramas floríferas. Cuando es aplanado, como en los capítulos, se llama *receptáculo común* o *clinanto*.

El *raquis* puede ser sencillo e indiviso, como en el gladiolo (*Gladiolus*), o ramificado, como en la vid (*Vitis*) y el paraíso (*Melia*).

El *pedicelo* es la parte del tallo que sostiene a cada flor. A veces el pedicelo es muy corto o nulo (gladiolo: *Gladiolus*) y la flor resulta *sentada* o *sésil*. Los *hipsofilos* o *brácteas* pueden ser verdes o coloreados y son las hojas tectrices de las yemas que producirán las ramificaciones de las inflorescencias o las flores mismas. A veces pueden faltar las brácteas (*crucíferas*). En algunos casos, pueden estar modificadas, sirviendo para atraer a los polinizadores, proteger a las flores y frutos, etc., y entonces reciben nombres especiales: *espatas* en las *aráceas* y *palmeras*; *glumas* y *glumelas* en las *gramíneas* y *ciperáceas*; *involucros* en el castaño (*Castanea sativa*) y el alcaucil (*Cynara scolymus*), etcétera.

En algunas inflorescencias se desarrollan también los profilos correspondientes a las ramificaciones, recibiendo el nombre de *bractéolas*. Son notables en la inflorescencia del gladiolo (*Gladiolus*) y, como se verá más adelante, reciben el nombre de *páleas* en las espiguillas de *gramíneas*.

Las inflorescencias pueden derivar de tipos de ramificación monopodial, llamándoselas entonces *racimosas*, o simpodiales, recibiendo el nombre de *cimosas*. A veces pueden ser mixtas y tener partes racimosas y cimosas.

Inflorescencias racimosas (fig. 89)

Responden al tipo de ramificación monopodial, en las que el eje crece de manera indefinida y las flores se abren en sentido acrópeto: desde la base hacia el ápice. Se reconocen en este grupo cuatro clases que pueden mostrar variantes de la forma típica.

1) *Racimo*: el *racimo propiamente dicho* (fig. 89 *a*) consta de un eje indefinido del cual nacen los pedicelos simples de cada una de las flores (arvejilla: *Lathyrus odoratus*; repollo: *Brassica oleracea*; bolsa del pastor: *Capsella bursa-pastoris*, etcétera).

Cuando los pedicelos de un racimo son de longitud variable, de modo que las flores se ubican casi todas a la misma altura, se tiene un *corimbo* (fig. 89 *b*). En este caso, el orden de la floración es centrípeto: las flores exteriores se abren antes que las del centro (peral: *Pyrus communis*; corona de novia: *Spiraea*, etcétera).

A veces el raquis del racimo aparece ramificado, constituyendo un *racimo compuesto* o *panícula* (fig. 89 *c*), como en el paraíso (*Melia azedarach*), yuca (*Yucca*), vid (*Vitis*), etcétera.

2) *Espiga*: es una inflorescencia racimosa en donde las flores son sentadas o sésiles con respecto al raquis, tal como puede verse en los camalotes (*Eichhornia*) o el gladiolo (*Gladiolus*) (fig. 89 *d*). A veces las flores pueden mostrar un pedicelo brevísimo que, por tal razón, se da por inexistente.

Un caso particularmente interesante es el de la inflorescencia elemental de las *gramíneas*, que recibe el nombre de *espiguilla* (fig. 89 *e*). Se trata de una pequeña espiga formada por una o más flores sésiles sobre un raquis articulado, generalmente muy corto, y protegidas por brácteas (*glumas*), con cada una de las flores encerradas a su vez por una bráctea tectriz (*lemma*) y un profilo o bractéola (*pálea*). La *lemma* y la *pálea* forman el *antecio* o *casilla floral*. La disposición particular de las glumas y las lemmas es consecuencia del carácter dístico de las hojas de estas plantas. Por ello, la primera flor (y el primer antecio) aparece siempre del lado de la gluma inferior. Aunque la morfología de las espiguillas de las *gramíneas* suele ser muy variada, siempre se construye sobre este plan básico, por lo que su comprensión, así como la naturaleza de sus homologías con la parte vegetativa, es fundamental para entender las bases de clasificación en esta importante familia de plantas.

La *espiga compuesta* es una espiga de espiguillas, tal como la presentan el trigo (*Triticum*) y el centeno (*Secale cereale*).

El *amento* (fig. 89 *f*) es un racimo denso en forma de espiga, generalmente péndulo y con flores unisexuales. Constituyen amentos las inflorescencias masculinas del castaño (*Castanea sativa*), nogal (*Juglans regia*), álamos (*Populus*), sauces (*Salix*), etcétera.

El *espádice* (fig. 89 *g*) es una espiga de eje carnoso, con flores generalmente diclinas y protegida por una bráctea vistosa llamada *espata*. Poseen espádice la mayoría de las inflorescencias de las *aráceas*: cala (*Zantedeschia aethiopica*), *Monstera*, etcétera.

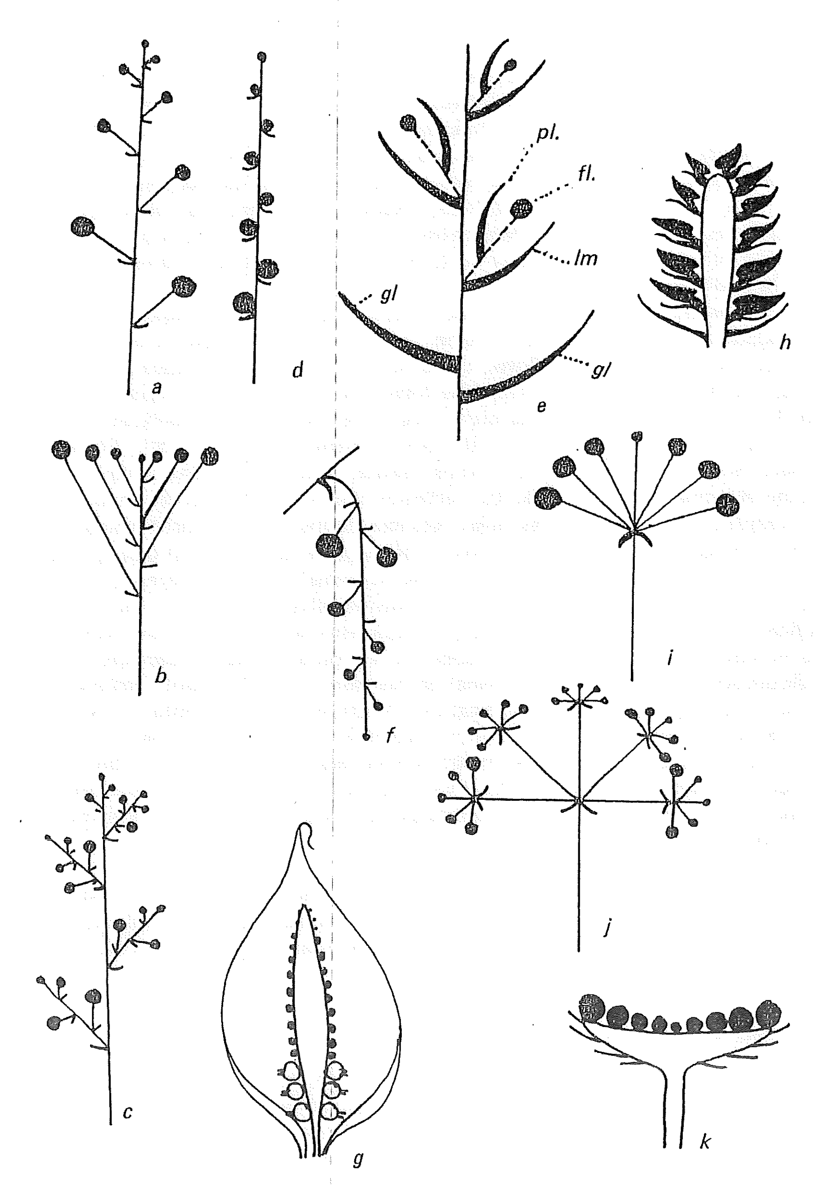


Figura 89. Inflorescencias racimosas. *a*: racimo propiamente dicho; *b*: corimbo; *c*: racimo compuesto; *d*: espiga; *e*: espiguilla de gramíneas (*gl*, gluma; *lm*, lemma; *pl*, pálea; *fl*, flor); *f*: amento; *g*: espádice; *h*: estróbilo o piña; *i*: umbela simple; *j*: umbela compuesta; *k*: capítulo.

El *estróbilo* o *piña* (fig. 89 *h*) es una inflorescencia común en las *coníferas* y está formada por un eje más o menos leñoso y rígido en torno al cual se disponen, de modo helicoidal, una serie de brácteas tectrices y donde, en la axila de cada una de ellas, se ubica una escama ovulífera que dará las semillas. Durante la maduración puede ocurrir que crezcan tanto las escamas tectrices como las ovulíferas, o solamente estas últimas, quedando las tectrices reducidas. El estróbilo es, en realidad, un falso fruto ya que en las *gimnospermas* no hay ovario. Entre las *angiospermas* se suele llamar *estróbilo* a la infrutescencia de los alisos (*Alnus*).

3) *Umbela*: ésta (fig. 89 *i*) es una inflorescencia racimosa simple en la que el pedúnculo remata en una porción más o menos ensanchada de la cual irradian los pedicelos de las flores, como ocurre en la hiedra (*Hedera helix*). El orden de floración es centrípeto. Más frecuente es la *umbela compuesta* (fig. 89 *j*) que caracteriza a muchas plantas de la familia de las *umbelíferas*, como la zanahoria (*Daucus carota*) y el perejil (*Petroselinum crispum*). En esta inflorescencia, cada uno de los radios remata, a su vez, en una umbela que recibe el nombre de *umbélula*. Es frecuente que en el extremo del pedúnculo se ubiquen en un verticilo las hojas tectrices de los radios, constituyendo un *involucro* de brácteas. A su vez, cada umbélula lleva un *involucelo* de brácteas.

4) *Capítulo* (fig. 89 *k*): es una inflorescencia donde las flores sésiles se asientan sobre un eje acortado, más o menos dilatado o plano, convexo o cóncavo, llamado *receptáculo común*, generalmente protegido por un involucro de brácteas que puede llegar a disponerse en varias series. El *capítulo* es la inflorescencia común en la familia de las *compuestas* (girasol: *Helianthus annuus*; lechuga: *Lactuca sativa*; alcaucil: *Cynara scolymus*; distintos cardos de los géneros *Carduus, Cynara, Cirsium*, etcétera). También se agrupan en *capítulos* las flores de muchas *leguminosas mimosoideas*: aromos (*Acacia*), borla de obispo (*Calliandra tweediei*), etc. y de otras familias de plantas: *dipsacáceas*, como la flor de viuda (*Scabiosa atropurpurea*), *amarantáceas* como la siempreviva (*Gomphrena*), etcétera.

A pesar de la diversidad anotada, podrá observarse que todas las variantes se asemejan al racimo típico, ya que de éste puede pasarse al corimbo por modificación de la longitud de los pedicelos; del corimbo a la umbela, por acortamiento de los entrenudos del raquis, y de ésta al capítulo por reducción máxima de los pedicelos.

Inflorescencias cimosas (fig. 90)

En estas inflorescencias la ramificación es del tipo simpodial, de modo que el eje madre termina prontamente su crecimiento y las ramas que de él se derivan se ramifican también de modo simpodial, y así sucesivamente.

Las cimas tienen aspecto distinto según sea el número de brotes laterales que se desarrollan: si sólo lo hace uno de ellos, se tiene un *monocasio* (fig. 90 *a*), como en el no me olvides (*Myosotis*). Cuando aparecen dos ramas por debajo de la flor terminal, se la llama *dicasio* (fig. 90 *b*), como en las

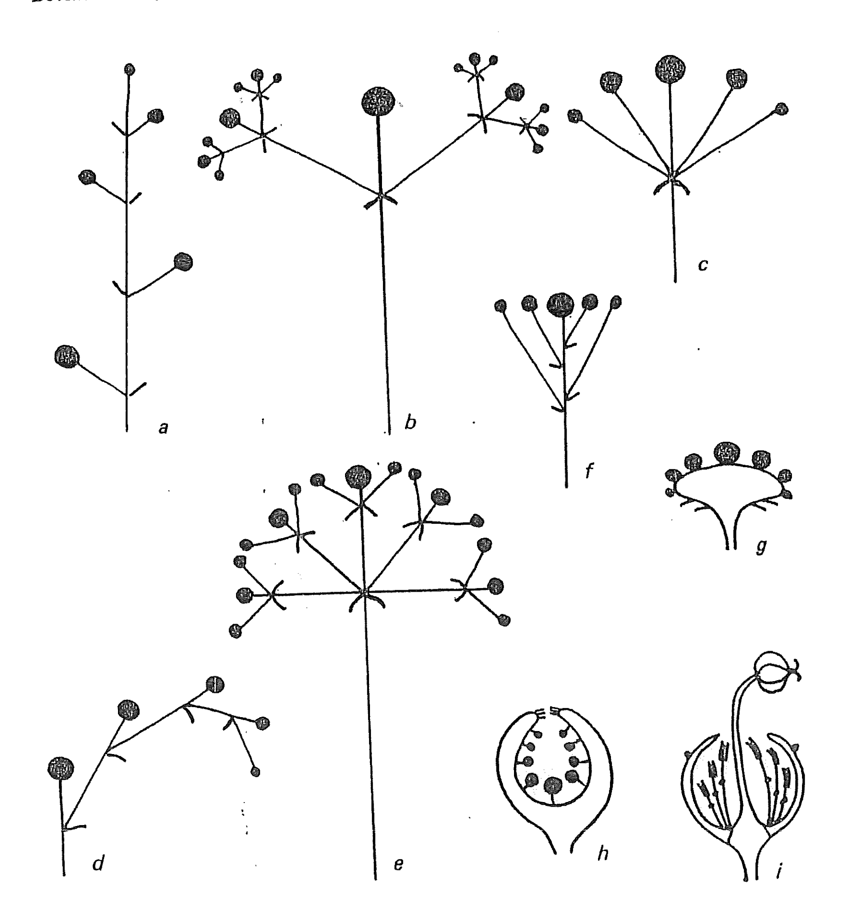


Figura 90. Inflorescencias cimosas. *a*: monocasio (cima helicoidal); *b*: dicasio; *c*: pleiocasio (cima umbeliforme); *d*: monocasio (cima escorpioide); *e*: cima propiamente dicha; *f*: cima corimbiforme; *g*: cima capituliforme; *h*: sícono; *i*: ciatio.

clavelinas (*Dianthus*), y se existen varias, *pleiocasio* (fig. 90 *c*), como en los malvones (*Pelargonium*).

Entre los monocasios pueden mencionarse la *cima helicoidal* (fig. 90 *a*), como ocurre en la flor de un día (*Hemerocallis*). En este caso, el orden de floración es acrópeto, como en el racimo simple, pero la posición de los hipsofilos (compárese con la figura 89 *a*) no deja lugar a dudas sobre el carácter definido de la cima helicoidal.

En las *cimas escorpioides* o *circinadas*, las ramitas aparecen en forma unilateral, semejando a la cola de un escorpión (fig. 90 *d*) y son características en muchas especies de la familia de las *borragináceas.*

La *cima umbeliforme* es un *pleiocasio* (fig. 90 *c*) y se distingue de la *umbela* por el orden en que ocurre la floración: en este caso, abren primero las flores centrales y luego continúa en forma centrífuga, como ocurre en los malvones, ya citados.

La *cima propiamente dicha* (fig. 90 *e*) es otro pleiocasio cuyas ramas nacen de un mismo punto y terminan en dicasios, como ocurre en algunos *Viburnum* y en el saúco (*Sambucus*). En el lino (*Linum usitatissimum*), hay una *cima corimbiforme* (fig. 90 *f*) que se distingue del *corimbo* por su orden de floración *centrífugo.*

La *cima capituliforme* (fig. 90 *g*) es una inflorescencia más bien rara que puede observarse en el género *Armeria* y que no puede confundirse con el *capítulo* porque su orden de floración es *centrífugo.*

El sicono (fig. 90 *h*) es la inflorescencia observada en el género *Ficus* (higuera común, gomeros, etcétera). Consiste en un receptáculo común, globoso, ahuecado y suculento, que lleva en su interior flores unisexuales. Generalmente, las flores masculinas se ubican cerca del poro u ostíolo; las femeninas ocupan el resto del receptáculo y son las primeras en abrir. Los frutos son pequeños aquenios, conocidos vulgarmente como "semillas" del higo.

El *ciatio* (fig. 90 *i*) caracteriza a las inflorescencias del género *Euphorbia* (estrella federal: *Euphorbia pulcherrima*; corona de Cristo: *Euphorbia splendens*, etcétera). Está formada por un involucro de brácteas que encierran en su interior a una única flor femenina constituida sólo por el gineceo tricarpelar. Existen, rodeándolas, varias flores masculinas, cada una limitada a un estambre. Ante un examen superficial, se puede confundir al *ciatio* con una flor (por eso se lo llama *pseudanto*). En el pie que soporta a cada flor se advierte un nudo. Por debajo de éste se encontraría el pedúnculo y por encima el único estambre que constituye cada flor masculina o los carpelos de la femenina.

Algunas inflorescencias son *mixtas* y puede haber en ellas inflorescencias racimosas y cimosas combinadas de diverso modo. Así puede haber *cimas de capítulos* en algunas *compuestas* o *racimos de cimas* como en muchas especies de la familia de las *labiadas.*

Caulifloria

La caulifloria es el fenómeno por el cual muchos árboles y arbustos producen flores en el tronco y en ramas añosas. A veces la causa de la caulifloria es inducida por una poda enérgica, como ocurre en el naranjo (*Citrus sinensis*), donde como consecuencia pueden brotar yemas durmientes de las ramas gruesas.

Ejemplos notables de caulifloria se tienen en el árbol de Judea (*Cercis siliquastrum*), en el algarrobo europeo (*Ceratonia siliqua*) y en el cacao (*Theobroma cacao*).

Anatomía del tallo

En las *coníferas* y *dicotiledóneas* (fig. 91 *a*) el sistema vascular se dispone como la superficie de un cilindro hueco, separando hacia afuera la corteza y hacia adentro a la médula. La separación entre los haces vasculares es variable y debida a la presencia de parénquimas interfasciculares que pueden ser llamados también *radios medulares.*

En la mayoría de las *monocotiledóneas* y en algunas otras plantas la

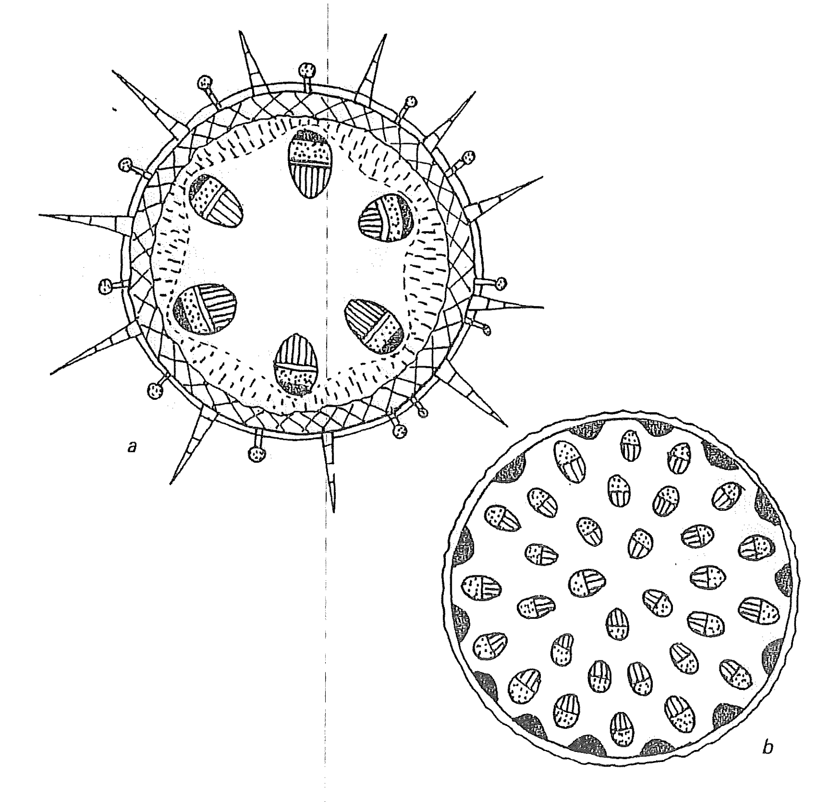


Figura 91. Cortes de tallos en estructura primaria. *a*: de dicotiledóneas; *b*: de monocotiledóneas. (Los tejidos se han señalado con signos de Metcalfe y Chalk.)

estructura anatómica es distinta (fig. 91 *b*): los hacecillos pueden estar esparcidos en el tejido fundamental o también disponerse en varios anillos más o menos concéntricos. Por lo tanto, no hay delimitación precisa entre la corteza y el cilindro central. En la lágrima de Job (*Coix lacrima-jobi*), de la familia de las *gramíneas*, hay un solo anillo de hacecillos, tal como se puede ver en las *dicotiledóneas*, en tanto que en la Santa Rita (*Bougainvillea spectabilis*), que es *dicotiledónea*, los hacecillos están dispersos. En otras *dicotiledóneas* (*Dahlia*) puede haber hacecillos dispersos en la médula.

La *epidermis* caulinar se parece a la descrita en la página 100, aunque sus células pueden ser más regulares y con una proporción menor de estomas. En las plantas que conservan la epidermis después de mucho tiempo de iniciado el crecimiento secundario, se producen divisiones anticlinales de las células y, de este modo, el tejido tegumentario se ajusta al diámetro creciente del órgano.

En la *corteza* puede observarse un clorénquima con meatos grandes y, en muchas especies, puede haber laticíferos. Es común que en las *dicotiledóneas* se observe colénquima subepidérmico dispuesto en bandas o en una capa continua. En las *monocotiledóneas*, en cambio, el tejido de sostén suele ser esclerenquimático. Las *coníferas* no tienen tejido de sostén en la corteza.

El límite interno de la corteza no es tan claro como en la raíz, ya que sólo excepcionalmente se puede observar una endodermis bien diferenciada. En los tallos jóvenes la capa más interna de la corteza, que también puede ser pluristrata, suele tener células con abundante almidón (*vaina amilífera*). Algunas *dicotiledóneas* presentan bandas de Caspary en las células de la capa más interna de la corteza, y también puede notarse una endodermis bien diferenciada en muchas plantas vasculares inferiores. Aunque no pueda, entonces, distinguirse anatómicamente una endodermis que limite interiormente a los tejidos corticales separándolos del sistema vascular, algunos autores sostienen que existe una barrera fisiológica entre ambos.

La *médula*, que es la región típicamente parenquimática del tallo, ocupa la parte central del mismo y sus células pueden tener cloroplastos. Puede ocurrir que la médula se destruya durante el crecimiento y que, por lo tanto, los entrenudos resulten huecos. A veces quedan tabiques horizontales en el lugar que ocupaba la médula, como ocurre en el nogal (*Juglans regia*).

En el parénquima medular pueden hallarse idioblastos: células con cristales, pigmentos o taninos, esclereidas y laticíferos.

Las células medulares más externas son generalmente más pequeñas y compactas que las restantes. Cuando esto ocurre se dice que constituyen una *zona perimedular* o *vaina medular*.

El *sistema vascular* del tallo está comúnmente formado por hacecillos separados por tejido parenquimático. Habitualmente, el floema y el xilema aparecen en disposición *colateral*, a diferencia de las raíces, donde existen hacecillos *alternos*. En algunos helechos y en ciertas familias de las *dicotiledóneas* (*cucurbitáceas, solanáceas, convolvuláceas*) la disposición es *bicolateral*, con una parte media de xilema, flanqueado por floema hacia la parte exterior e interior. A veces pueden hallarse hacecillos *concéntricos* en los que el floema

rodea al xilema (haz *anficribal* o *perifloemático*), como ocurre en el tallo de muchos helechos y en las flores, óvulos y frutos de muchas *angiospermas*; y también con el xilema rodeando al floema (haz *anfivasal* o *perixilemático*), como en la lengua de vaca (*Rumex crispus*), *Begonia* y en algunas *monocotiledóneas*.

Al finalizar el crecimiento primario es común la aparición de fibras en el protofloema, lo que permite distinguir claramente el límite exterior del hacecillo vascular. En las *coníferas*, donde no existen tales fibras, los tejidos de la corteza se unen con el parénquima floemático.

Los elementos conductores del protofloema se destruyen al completarse el crecimiento primario.

En el tallo, a diferencia de la raíz, no existe periciclo.

En algunas *dicotiledóneas* (*Aristolochia, Cucurbita, Pelargonium*) puede hallarse un cilindro continuo o casi continuo de fibras rodeando al cilindro vascular.

Concepto de rastro foliar y de laguna foliar

Si se examinan cortes de tallos realizados a intervalos sucesivos (cortes seriados) podrá observarse que, de tanto en tanto, uno o más hacecillos parecen desviarse de su posición en el cilindro vascular, acercándose cada vez más hacia la parte exterior del tallo. Estos hacecillos penetrarán en una hoja estableciendo un sistema continuo entre los elementos conductores caulinares y foliares (fig. 92).

El segmento de hacecillo comprendido entre la zona en que empieza a separarse de los demás y hasta la base foliar se llama *rastro foliar* y puede llegar a ocupar varios entrenudos. A la región parenquimática que parece

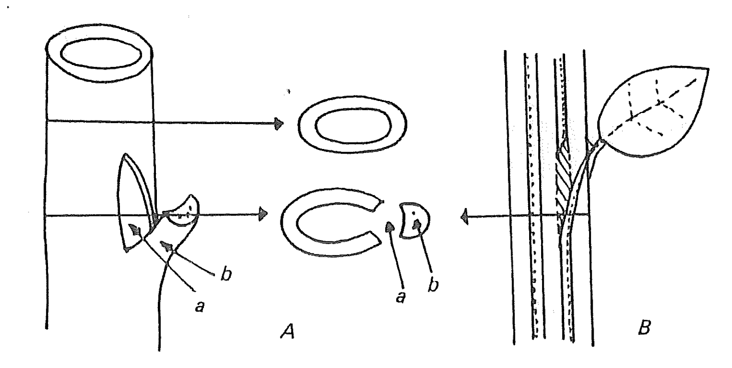


Figura 92. Laguna (a) y rastro foliar (b). En *A* se ha representado únicamente el sistema de conducción. En *B* se esquematiza una perspectiva del tallo.

ocupar ahora la posición que tenía el hacecillo se la llama *laguna foliar*, pudiéndosela ubicar con más facilidad cuando se produjo cierto crecimiento secundario, ya que en la laguna foliar se retrasa la aparición del *cámbium*.

Pueden darse muchas variaciones en el esquema descrito, ya que es posible que en la hoja penetre más de un *rastro foliar* apareciendo, por lo tanto, más de una *laguna foliar*. El estudio de la anatomía nodal puede complicarse debido a la supresión o anastomosis de algunos hacecillos. Además, normalmente aparece una figura adicional, que no está dibujada en el esquema correspondiente, debido a que en la axila de la hoja se formará una yema y en ella penetrarán, por lo menos, los rastros foliares de los dos profilos. También hay que tener en cuenta que en un mismo nudo puede haber más de una hoja pero, a pesar de estos problemas, el análisis de las estructuras anatómicas descritas permite hacer una serie de especulaciones filogenéticas, útiles en el establecimiento del grado de parentesco entre algunos grupos de plantas.

Mediante métodos quirúrgicos se pudieron eliminar los primordios foliares ubicados cerca del meristema apical y, en esas condiciones, se suprimió la aparición de los *rastros foliares* y se simplificó la estructura anatómica.

En algunas *pteridófitas* primitivas la anatomía caulinar recuerda, por su mayor sencillez, a la de una raíz.

Teoría estélica

Se denomina *estela* (gr.: *stela*: columna) al conjunto de elementos vasculares del eje de la planta (raíz y tallo). El estudio de los diversos tipos de *estela* que se conocen permitió elaborar la *teoría estélica* que, a pesar de ser

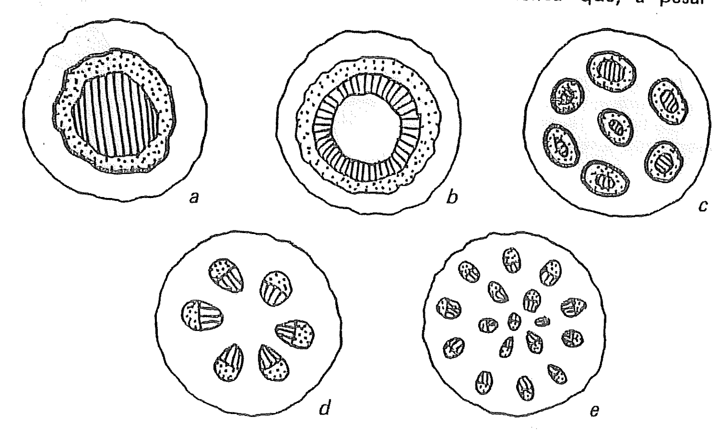


Figura 93. Distintos tipos de estelas. *a*: protostela; *b*: sifonostela; *c*: dictiostela; *d*: euestela; *e*: atactostela.

discutida, permite establecer relaciones filogenéticas entre distintos taxones y realizar estudios comparativos entre los mismos.

La teoría fue aplicada a las *pteridófitas* y *espermatófitas* y se creó una rica terminología para los diversos tipos de *estela*, pero aquí sólo se considerarán los más importantes.

El tipo estelar más primitivo es la *protostela* (fig. 93 *a*), en la que el sistema vascular forma un cilindro sólido donde el floema rodea al xilema (lo que equivale a un gran haz vascular concéntrico) o, como ocurre en algunas raíces, donde existen bandas alternadas de floema y xilema. Este tipo de *estela* puede hallarse en las plantas muy antiguas, en los grupos inferiores de helechos, en tallos de algunas *angiospermas* acuáticas y en las raíces de las *espermatófitas*.

En la *sifonostela* (fig. 93 *b*) los tejidos vasculares forman una columna hueca, estando la parte central ocupada por el tejido medular. La *sifonostela* se presenta en algunos helechos y otras plantas primitivas y en su forma menos evolucionada no se observan lagunas foliares o éstas son muy reducidas.

La *dictiostela* (fig. 93 *c*) puede considerarse como una variación de la anterior cuando aparecen numerosos orificios en el tubo vascular como consecuencia de la salida de muchos rastros foliares, generalmente anficribales. Esta estructura se observa en algunos helechos.

En la *eustela* (fig. 93 *d*) el cilindro vascular está interrumpido no solamente por las lagunas foliares sino también por las regiones interfasciculares que aparecen como consecuencia de la fragmentación del xilema en bandas longitudinales. Este tipo de estela se observa en la estructura primaria de los tallos de *gimnospermas, dicotiledóneas* y algunas *monocotiledóneas*.

Finalmente, se tiene la *atactostela* (fig. 93 *e*), en la que los hacecillos están dispersos en un tejido parenquimático. Es el tipo más complejo y se lo observa en las *monocotiledóneas*.

Este breve resumen es suficiente para intuir la probable derivación de las formas más complejas partiendo de una estructura tan simple como la *protostela*.

Crecimiento primario del tallo

Como ya se expresó, los primordios foliares de las yemas se hallan muy próximos entre sí, pero la actividad meristemática, y el posterior alargamiento de las células producidas, determina el crecimiento de los entrenudos y el tallo se hace visible. Este fenómeno es poco apreciable en aquellas plantas que poseen hojas dispuestas en roseta, al menos durante una parte de su ciclo vital.

Se puede inhibir el alargamiento de los entrenudos mediante el uso de sustancias retardadoras del crecimiento, utilizándose esta técnica en la práctica hortícola, en especial con plantas ornamentales. Las *giberelinas* son antagónicas de las sustancias retardadoras.

Cuando el crecimiento de los entrenudos es muy notable, el meristema

intercalar, que generalmente se sitúa en la base del internodio, puede ser muy activo, y en él se diferencian los elementos conductores que se conectarán con el resto del sistema vascular ya maduro.

El alargamiento del eje se acompaña por un crecimiento en grosor debido a la multiplicación y posterior crecimiento de células centrales y periféricas.

Este engrosamiento primario es más notable en especies que no llegan a tener crecimiento secundario, en especial en las *monocotiledóneas*, y un buen ejemplo lo ofrecen los tallos de las *palmeras*, que pueden alcanzar un grosor notable a pesar de carecer de cámbium. La activa división celular que origina este tipo de crecimiento se localiza cerca del meristema apical, que puede aparecer como hundido en una depresión rodeada por este *meristema de engrosamiento primario.*

El meristema apical se puede aislar quirúrgicamente y cultivar en forma aséptica en medios especiales, pudiendo reproducir una nueva planta. Esta técnica se emplea en la multiplicación vegetativa de *orquídeas* y de numerosas plantas frutales, hortícolas, etcétera. Además, con esta técnica muchas plantas útiles infectadas con virus pueden ser recuperadas libres de la enfermedad ya que estos parásitos generalmente no llegan hasta la región meristemática.

Ontogenia de los tejidos de conducción

Los hacecillos conductores se originan del *procámbium* y este histógeno se forma a corta distancia del ápice caulinar (fig. 94), aproximadamente a la altura en que inician los primeros esbozos foliares. En los cortes longitudinales de ápices caulinares el *procámbium* se reconoce por sus células alargadas longitudinalmente, con citoplasma denso, las cuales son el resultado de divisiones longitudinales de las células meristemáticas.

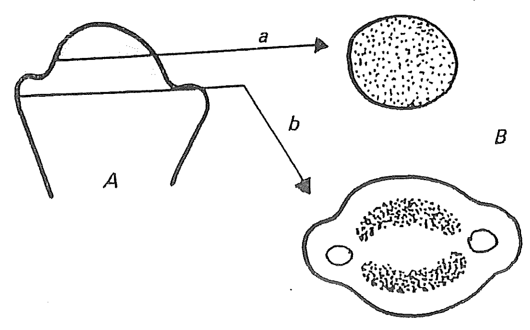


Figura 94. Origen del sistema vascular. *A*: corte longitudinal del meristema apical; *B*: cortes transversales del mismo. Referencias: *a*, zona meristemática apical; *b*, zona subapical mostrando el comienzo de aparición del procámbium y de dos rastros foliares.

Estas *bandas procambiales* originarán los *rastros foliares* y *hacecillos conductores*. Entre los hacecillos el meristema remanente originará tejidos parenquimáticos.

También en los primordios foliares se diferencia su *procámbium*, que se halla unido con el correspondiente al tallo.

Si se examina un corte longitudinal de ápice caulinar, se verá que en los primordios foliares más viejos los elementos conductores ya están diferenciados y que lo están en grado menor a medida que los primordios son más jóvenes. En los apenas iniciados sólo puede advertirse la banda procambial. Esto significa que el *procámbium* se diferencia,.,al igual que los primordios foliares, en forma *acrópeta*, es decir, de abajo hacia arriba.

La ontogenia de los elementos conductores es variable. Los del *floema*, que aparecen antes que los del xilema, están ubicados hacia la parte exterior y siguen el mismo patrón de diferenciación que el *procámbium*, diferenciándose de manera acrópeta. El *xilema*, en cambio, comienza a aparecer en la zona de unión de la hoja con el tallo y se continúa en éste de manera basípeta, pero en la hoja lo hace de modo acrópeto (fig. 95). Finalmente, el nuevo hacecillo se puede interconectar con el resto del sistema conductor ya maduro, ubicado más abajo.

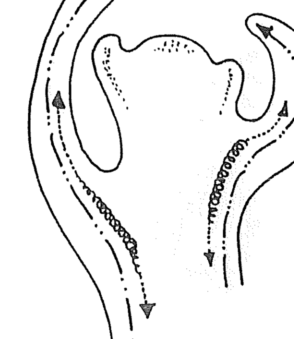


Figura 95. Ontogenia del sistema conductor. Línea de puntos y rayas: floema; línea helicada: xilema. Las flechas señalan el sentido de la diferenciación en cada tejido.

Esta sucesión de procesos permite explicar el hecho de que cuando se observan cortes transversales de entrenudos muy jóvenes y cercanos al ápice caulinar pueden hallarse, simultáneamente, bandas procambiales, bandas con floema y también otras con floema y xilema y que corresponden a esbozos foliares de distinta edad.

Pasaje de la raíz al tallo

Como es distinta la distribución de los haces conductores en la raíz (alternos) y en el tallo (colaterales), el pasaje de uno a otro órgano constituye una región especial: el *cuello* de la planta o *zona de transición*, que ya se distingue en la plántula en la región hipocotilar.

En algunas *dicotiledóneas* se puede observar que en la zona de transición los haces leñosos de la raíz parecen girar 180° sobre su eje. Debe recordarse que en la raíz el *protoxilema* se ubica hacia la parte periférica del haz, mientras que lo contrario ocurre en el tallo, de modo que este giro permite que coincidan los respectivos *protoxilemas* y *metaxilemas*. Además, los haces leñosos se desvían y se ubican junto a los haces floemáticos para integrar el haz colateral.

A veces, como se representa en la figura 96, los haces leñosos se dividen radialmente en dos mitades y, a medida que van girando, se ubican junto al floema.

Existen varios "patrones" para la región de transición y su estudio es de interés desde el punto de vista filogenético.

En las *monocotiledóneas*, la región de transición suele ser muy compleja: a veces parte del sistema conductor radical se conecta con el del único cotiledón y el resto con la primera hoja después del epicótilo, que resulta muy corto. No obstante, en muchas *monocotiledóneas* puede ser que la región de transición quede limitada al hipocótilo.

La aparición del *cámbium* borra las diferencias que pueden existir entre el sistema conductor de la raíz, el hipocótilo y el epicótilo.

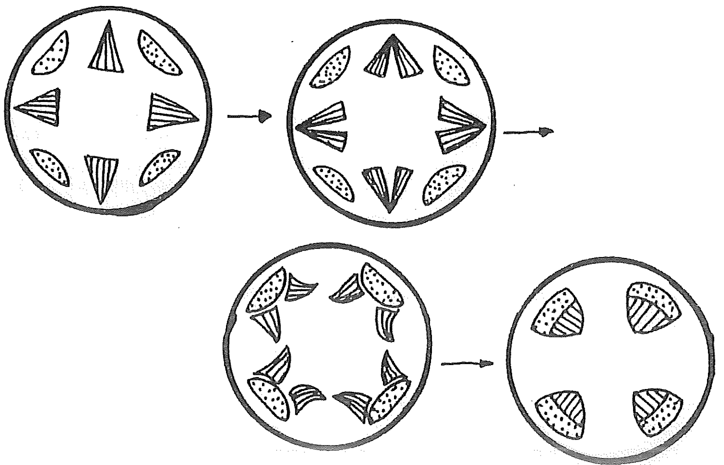


Figura 96. Pasaje de la raíz al tallo. (Solamente se ha dibujado el cilindro central de la raíz.)

Crecimiento secundario del tallo

Cuando en los tallos y raíces primarios de las *gimnospermas* y de muchas *dicotiledóneas* se completa el alargamiento, es normal la aparición del *cámbium*, meristema que producirá el engrosamiento de la planta al originar *xilema secundario* hacia adentro y *floema secundario* hacia afuera. El *cámbium* también puede formarse y actuar en el nervio medio de las hojas.

La importancia práctica del conocimiento de este punto se comprende al considerar que toda la madera del comercio se origina en la actividad cambial. La mayoría de las *maderas blandas*, usadas especialmente en la industria del papel, provienen de las *coníferas*. Las *maderas duras* se obtienen en general de *angiospermas dicotiledóneas*.

En muchos casos, es posible identificar especies arbóreas por el estudio microscópico de su madera, bastando a veces un fragmento muy pequeño de la misma. En la práctica es habitual obtener cortes transversales, tangenciales y radiales para poner de manifiesto todas las características anatómicas de una madera.

La descripción del *cámbium* y sus distintos tipos de células figura en la página 91. En la mayoría de los casos, el *cámbium* forma un anillo continuo, diferenciándose a partir del *procámbium* dentro de los hacecillos (*cámbium fascicular*) y a partir del *parénquima* que separa a los haces conductores (*cámbium interfascicular*). En los lugares donde se produce una ramificación, tanto en los tallos como en las raíces, los respectivos cámbiumes se interconectan y también hay una continuidad con los elementos conductores primarios del resto de la planta, posibilitándose así la traslocación del agua y de los solutos por todo el cuerpo vegetal.

La aparición de nuevos elementos histológicos producidos por el *cámbium* hace que los tejidos, en especial los exteriores a él, estén sujetos a esfuerzos de compresión y tracción. La epidermis puede ajustarse al mayor perímetro del tallo mediante la división anticlinal de sus células, hecho mediante el cual muchas especies conservan su epidermis a pesar de tener un notable crecimiento secundario. El floema y los parénquimas pueden resultar aplastados aunque, en algunos casos, el desarrollo de fibras les brinda mayor resistencia y pueden resistir por más tiempo los esfuerzos de compresión.

Al mismo tiempo, el xilema secundario cubre al xilema primario y a los tejidos medulares, pudiendo persistir ambos en estado viviente o resultar aplastados, volviéndose no funcionales.

En los tallos que presentan una actividad cambial prolongada se borra todo vestigio de los rastros y lagunas foliares.

En muchos casos (tilo: *Tilia*), el floema secundario posee grandes radios floemáticos, muy notables en la observación microscópica. El desarrollo de este parénquima, realizado a expensas de las iniciales radiales, sirve para el ajuste a la circunferencia creciente del tallo.

En muchas especies, la aparición de un *felógeno* (ver pág. 97) produce la *peridermis*. El *ritidoma* presenta un aspecto característico en las distintas

especies y puede persistir sobre el tallo o desprenderse de distinto modo: en escamas en el plátano (*Platanus acerifolia*), en anillos en el abedul (*Betula*) o en tiras más o menos anchas en la vid (*Vitis*) o los eucaliptus (*Eucalyptus*). La migración del *felógeno*, ya tratada, modera las presiones producidas por el crecimiento secundario del xilema al eliminar las capas exteriores de los tejidos del tallo.

Características de la actividad cambial

La actividad del *cámbium* tiene características particulares según la especie considerada y, sobre todo, varía por el efecto de las condiciones ambientales. El régimen hídrico o térmico, sobre todo en zonas templadas, hace que el *cámbium* muestre una gran actividad en la época favorable al crecimiento, sobre todo al comienzo de la primavera, deteniéndose por completo durante el invierno.

La inducción provocada por las auxinas producidas por las yemas que comienzan a brotar parece iniciar la actividad del *cámbium*. Por otra parte, el cese de la actividad parece estar condicionado al acortamiento de los días en el otoño.

Durante el invierno el *cámbium* está inactivo, engrosándose notablemente sus paredes celulares. Cuando llega la época primaveral se reanuda la actividad, previo adelgazamiento de dichas paredes, por lo que el *cámbium* puede resultar dañado con facilidad, sobre todo por las heladas tardías. En este momento, en el lenguaje de los viveristas, se dice que "la corteza despega", habiendo llegado la oportunidad para realizar la injertación, ya que entonces, al ponerse en contacto los cámbiumes del patrón y del injerto, es posible que se produzca la unión entre ambos.

Después de un período que puede variar entre unos pocos días y algunas semanas, a contar del comienzo del adelgazamiento de las paredes celulares del *cámbium*, el meristema reanuda su actividad.

Al iniciarse en primavera la producción de elementos conductores del xilema éstos presentan diámetros mayores que los originados más tardíamente. La discontinuidad que puede observarse entre los elementos de lumen estrecho del verano y otoño y los de gran diámetro del período inicial de crecimiento determina la aparición de figuras en forma de anillos más o menos concéntricos (*anillos anuales de crecimiento*) (fig. 97) que permiten conocer con gran exactitud la edad de los tallos. Cuando a poco de iniciarse la formación de un anillo sobreviene una época de sequía es posible que la actividad cambial disminuya apreciablemente y, al producirse de nuevo las lluvias, el crecimiento se reanuda con la producción de elementos anchos, por lo que es posible que, en un mismo período primavero-otoñal, aparezcan dos anillos de crecimiento (*falsos anillos*). El estudio detallado de estas estructuras permite, muchas veces, estudiar los paleoclimas y sus variaciones al examinar maderas muy viejas cuya antigüedad puede establecerse con precisión mediante el método del carbono 14.

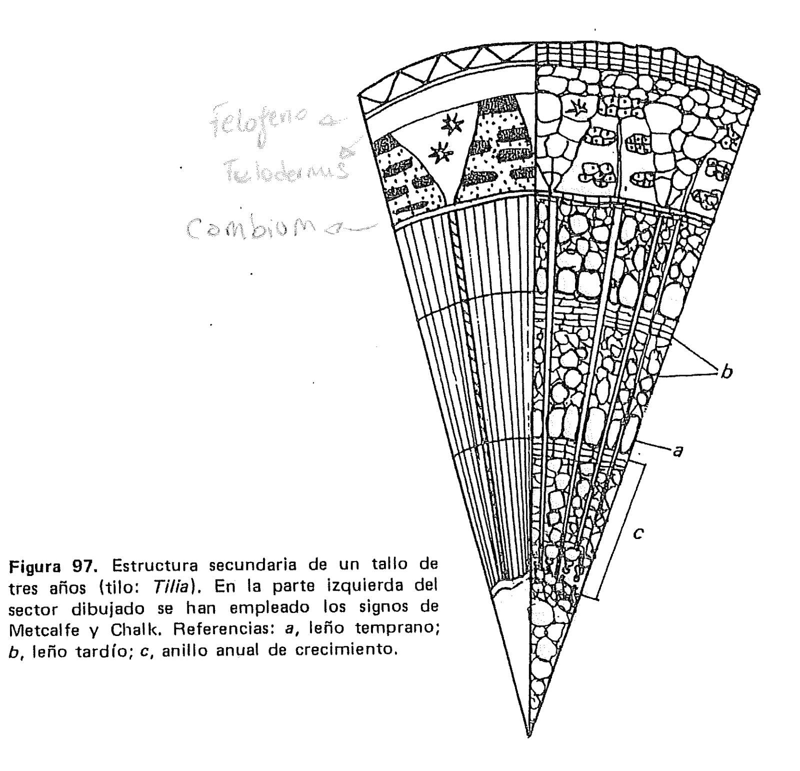


Figura 97. Estructura secundaria de un tallo de tres años (tilo: *Tilia*). En la parte izquierda del sector dibujado se han empleado los signos de Metcalfe y Chalk. Referencias: *a*, leño temprano; *b*, leño tardío; *c*, anillo anual de crecimiento.

La injertación, ya mencionada, y la poda, son dos operaciones prácticas que están vinculadas con la actividad cambial. En las hojas y tallos jóvenes que aún no tienen crecimiento secundario, las heridas cicatrizan por la actividad de ciertos tejidos parenquimáticos que producen, luego, una peridermis por debajo de ellos. Sin embargo, cuando la herida ocurre en un órgano con crecimiento secundario, se produce un tejido calloso parenquimático por multiplicación de las células cambiales cercanas a la herida. El callo producirá también los tejidos que restaurarán la continuidad de los elementos conductores destruidos por la herida y luego se formará también una peridermis.

En la soldadura que se produce entre el patrón y el injerto intervienen los radios xilemáticos o las células recién formadas como consecuencia de la actividad cambial. Existen varios factores que intervienen para que sea exitosa la soldadura de los injertos, muchos de ellos desconocidos. El principal factor es el de la compatibilidad entre las partes, determinada principalmente por el grado de afinidad y parentesco entre las plantas injertadas.

Distintas expresiones del crecimiento secundario del tallo

Existen diversos tipos de tallos con crecimientos secundarios particulares. En algunas *coníferas* (*Pinus*), el floema primario no puede separarse bien de los tejidos corticales ya que, como no posee fibras floemáticas, la delimitación es imprecisa. El xilema está formado generalmente por traqueidas como elementos de conducción. En las *gimnospermas* solamente poseen tráqueas las *gnetales* (*Ephedra*, etcétera). El *cámbium* es del tipo normal y los anillos de crecimiento pueden observarse con facilidad. Algunos de los árboles vivos más antiguos (*Sequoia, Pinus radiata*, etc.) pueden llegar a tener más de 4.000 años. En Argentina algunos alerces (*Fitzroya cupressoides*) tienen cerca de 3.000 años y casi 3 metros de diámetro y son de crecimiento muy lento. Sus anillos anuales suelen medir menos de 1 mm de espesor.

En las *dicotiledóneas* leñosas los tejidos secundarios también forman un cilindro continuo. El xilema secundario está formado por elementos vasales, traqueidas, fibras y parénquima xilemático longitudinal, constituyendo un sistema axial, y parénquima radial, perpendicular al primero. En un árbol la mayor parte de la función de sostén la cumple el xilema secundario. El floema secundario es típico por sus radios ensanchados (fig. 97) y por la alternancia de bandas de fibras y de tubos cribosos con sus células anexas y parenquimáticas, muy notables en la observación microscópica. A este carácter debió el floema su antiguo nombre de *líber*, por su aspecto, que recuerda a la disposición superpuesta de las hojas de un libro.

En las *dicotiledóneas* herbáceas, como el girasol (*Helianthus annuus*), también se forma un cilindro continuo de tejidos secundarios. En la alfalfa (*Medicago sativa*), que posee hacecillos colaterales muy separados entre sí, el *cámbium* produce elementos esclerenquimáticos en la región interfascicular y hacia el lado del xilema.

En las *solanáceas*, que poseen hacecillos bicolaterales, el *cámbium* fascicular aparece entre el xilema y el floema externo.

Existen otros tipos de crecimiento secundario atípico en las *dicotiledóneas*, como ocurre en muchas lianas, enredaderas y otros tallos más o menos modificados.

Entre las *monocotiledóneas*, las *gramíneas* solamente presentan crecimiento primario. A veces los hacecillos conductores se disponen en dos círculos, como en muchos cereales de caña hueca: avena (*Avena*), cebadas (*Hordeum*), trigos (*Triticum*), arroz (*Oryza sativa*) o centeno (*Secale cereale*) o, también, en aquellas *gramíneas* de tallo macizo, esparcidos por toda la sección de la caña, como en el maíz (*Zea mays*), sorgos (*Sorghum*) y caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). En los primeros hay un anillo de esclerénquima en posición subepidérmica y los hacecillos más externos se unen a él.

Son muy pocas las *monocotiledóneas* en que las especies presentan crecimiento secundario, pero ocurre en representantes de los géneros *Agave, Dracaena, Yucca, Sanseviera, Aloe*, etcétera. Aquí también se hallan especies longevas y de gran corpulencia. *Dracaena draco* puede llegar a tener un tronco de casi 5

metros de diámetro y su edad se ha calculado en unos 6.000 años.

En estas plantas, el *cámbium* se diferencia a partir del tejido parenquimático exterior a los hacecillos y produce, hacia el interior, hacecillos colaterales o anfivasales y parénquima fundamental y, hacia el exterior, una escasa cantidad de parénquima.

El ordenamiento de los hacecillos producidos por el *cámbium* es más regular que el encontrado en el crecimiento primario.

En algunas *monocotiledóneas* puede aparecer una *peridermis* originada por sucesivas divisiones periclinales del parénquima más superficial y cuyas células se suberifican posteriormente. Por el aspecto ordenado de los elementos histológicos que se producen de esta manera se conoce a este tejido como *súber seriado*.

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. II. Organs. E. Arnold. G. Bretaña, págs. 45-116.
Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw Hill. Tokio, págs. 293-316.
Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, págs. 355-426.
——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley. N. York, págs. 203-257.
——— (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, págs. 241-297.
Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2° ed., Labor. Barcelona-Buenos Aires, págs. 126-196.
Parodi, L. R. (1958): Gramíneas bonaerenses. ACME, Buenos Aires, págs. 13-14.
——— (1959): Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Vol. I. ACME. Buenos Aires, págs. 17-20.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín. Barcelona-Buenos Aires, págs. 90-124.

VIII. MORFOLOGIA DE LA HOJA

Morfología externa

La hoja es, típicamente, un órgano *lateral* del tallo (excepcionalmente terminal, como en *Pinus monophylla* o en el caso de algunos carpelos), de origen *exógeno*, con crecimiento *limitado* y forma laminar y cuya principal función es la *fotosíntesis*, ya que por su forma presenta la máxima superficie con el mínimo volumen, condición que vuelve más eficaz el intercambio gaseoso, indispensable para esta función.

El tamaño de las hojas puede ser muy variable: en ciertos casos menor que 1 mm (*Casuarina*) o pueden medir varios metros en muchas *palmeras*. También gigantescas —hasta 1,80 m de diámetro— y con un pecíolo de hasta más de 2 m, son las hojas flotantes del irupé (*Victoria cruziana*).

Un *nomofilo* completo (fig. 4, pág. 7) consta de tres partes: la *base foliar*, el *pecíolo* y la *lámina*. La *base foliar* une la hoja al tallo y, generalmente, es una parte ensanchada que puede modificarse en mayor o menor grado. En el hinojo (*Foeniculum vulgare*) se extiende formando una vaina (fig. 98 *a*); lo mismo que en las *gramíneas* (fig. 98 *b*), donde resulta muy notable. El *pecíolo* puede faltar y entonces se dice que la hoja es *sésil* o *sentada*.

Algunas hojas poseen crecimiento ilimitado, como en *Welwitschia bainesii*, planta del desierto africano que tiene un solo par de nomofilos durante toda su vida, los cuales crecen por la actividad de un meristema intercalar ubicado en su base, mientras que la parte distal de la hoja va muriendo y se descompone.

La forma y aspecto de las hojas puede ser variable; muchas plantas poseen hojas aciculares (*Pinus, Cedrus*, etc.) o carnosas y de sección más o menos circular (muchas plantas suculentas) y también huecas, como en la cebolla (*Allium cepa*) y se presentan, además, otras formas muy variables por la adaptación de estos órganos para cumplir otras funciones. Así, pueden mencionarse las hojas adaptadas a la *reserva* de sustancias, como los cotiledones y las bases foliares de las plantas bulbosas; a la *defensa* y *protección*, como las pérulas que protegen a los primordios foliares en las yemas, algunas hojas del perianto (en especial los sépalos) y otras transformadas en espinas. También las hay adaptadas al *sostén* (zarcillos foliares), a la producción de *esporas* (estambres y carpelos), etcétera.

Puede ser muy útil el reconocer una especie en el estado de plántula por

las características de sus hojas juveniles, como ocurre en el caso de las malezas, cuyo control debe ser temprano. La observación cuidadosa y repetida permite llegar a conocer y distinguir varias malezas, aún en el estado cotiledonar. Este conocimiento puede tener gran valor práctico. También el aspecto de las hojas de una planta afectada por una deficiencia de nutrientes, ataque de virus, etc., permite, por comparación con las hojas sanas y normales, conocer la causa del trastorno.

En la sucesión de hojas que puede tener una planta se reconocen los *cotiledones*, que son las primeras hojas que se forman en el embrión; los *catafilos*, situados entre los cotiledones y las primeras hojas normales, generalmente reducidos, escuamiformes; los *nomofilos* u hojas verdaderas, típicamente fotosintéticas; los *hipsófilos* o *brácteas* que protegen a la flor o inflorescencia y los *antofilos* o piezas florales (sépalos, pétalos, estambres y carpelos).

El crecimiento de las hojas es casi siempre *basiplástico*, es decir, que los meristemas que las originan se ubican en la parte basal. Es raro el crecimiento *acroplástico* o apical, que ocurre sobre todo en los helechos. Algunas hojas crecen gracias a un meristema intercalar, como se ve en muchas *gramíneas* o en *Welwitschia*, ya mencionada.

En los bulbos, los llamados *catáfilos* son las bases foliares que, engrosadas, sirven para acumular sustancias de reserva (fig. 98 *c*). A veces, la base foliar posee apéndices, llamados *estípulas*, como en el rosal (*Rosa*) y la arveja (*Pisum sativum*), donde pueden llegar a ser muy notables (fig. 98 *d*). A veces las estípulas se unen dando origen a una *ócrea* que, a modo de un cucurucho, protege a la yema apical (fig. 98 *e*), como en la familia de las *poligonáceas* (lengua de vaca: *Rumex crispus*) y en los gomeros (*Ficus*). Puede ocurrir que las estípulas tengan el mismo aspecto que el resto de la hoja y, como se observa en algunas *rubiáceas* (pega-pega: *Galium aparine*), parecen hallarse hojas verticiladas cuando, en realidad, se trata de hojas opuestas (fig. 98 *f*), tal como puede verificarse al examinar la posición y número de las yemas axilares.

En muchas monocotiledóneas, y en especial en las gramíneas, existen estípulas modificadas en la región de unión de la vaina con la lámina (*lígula*) (fig. 98 *b*). La lígula se interpreta también como una prolongación de la vaina

Figura 98. Distintos tipos de hojas y sus modificaciones. *a*: vaina (base foliar) de la hoja de hinojo (*Foeniculum vulgare*); *b*: *ídem*, en una *gramínea* (obsérvese el gran desarrollo de la vaina (v) y la presencia de la lígula (l); *c*: corte longitudinal de un bulbo de cebolla (*Allium cepa*) mostrando las bases foliares y binzas y los filodios; *d*: base foliar de arveja (*Pisum sativum*) con estípulas muy desarrolladas; *e*: ápice caulinar de agarrapalo (*Ficus monckii*) mostrando la ocrea; *f*: hojas seudoverticiladas de pega-pega (*Galium aparine*) señalando la aparición de dos ramas laterales por la actividad de las yemas axilares; *g*: reconocimiento de algunos cereales en estado vegetativo por medio de características foliares: 1: avena (*Avena*), 2: trigo duro (*Triticum durum*), 3: trigo tierno o de pan (*Triticum aestivum*), 4: cebada (*Hordeum*), 5: centeno (*Secale cereale*); *h*: pulvínulo en la hoja de una *leguminosa* (*Mimosa*): en línea de puntos la posición de "sueño"; *i*: filodio de acacia negra (*Acacia melanoxylon*); *j*: hoja digitada (*Lupinus*); *k*: hoja pinnada de tipa (*Tipuana tipu*); *l*: hojas trifolioladas de *Melilotus* (1); *Medicago* (2) y *Trifolium* (3).

y puede presentar diversos aspectos: entera, pestañosa, etcétera. En la base de la lámina de muchas *gramíneas*, y especialmente en los principales cereales de invierno, se pueden observar dos prolongaciones u orejitas (*aurículas*). La morfología de estos órganos permiten distinguir a estas plantas cuando se hallan en estado vegetativo, momento en el que son muy parecidos entre sí (fig. 98 *g*). La avena (*Avena*) carece de aurículas, en tanto que los demás cereales las poseen; en el trigo para pan (*Triticum aestivum*) las aurículas tienen pelitos visibles a simple vista, pero los demás cereales que se examinarán tienen aurículas glabras (sin pelos). Si estas aurículas miden más de 3 mm y se entrecruzan entre sí, abrazándose, se trata de una especie de cebada (*Hordeum*). Si las aurículas miden entre 1,5 y 2,5 mm es una de las especies de trigos duros (*Triticum durum, T. polonicum*). Si miden menos de 1,5 mm es el centeno (*Secale cereale*).

A veces, la base foliar suele estar engrosada formando un *pulvínulo* que sirve para dar movimiento a las hojas, como ocurre en muchas *leguminosas* (*Mimosa*) (fig. 98 *h*). Los *pulvínulos* pueden estar también en la base de los folíolos de las hojas compuestas y, en algunas plantas (*Marantáceas*), en el ápice del pecíolo.

El *pecíolo* une la base foliar con la lámina, sirviendo para la conducción. Es un órgano más o menos cilíndrico que también puede adoptar forma laminar (*filodio*), cumpliendo la función fotosintética del limbo (fig. 98 *i*), como ocurre en las plantas australianas del género *Acacia*, muy cultivadas en Argentina como forestales, fijadoras de dunas costeras, ornamentales, etcétera. También la "lámina" de la mayoría de las *gramíneas* se interpreta como un *filodio*.

Normalmente el pecíolo se continúa en la lámina aunque, a veces, puede insertarse en el medio de ella, llamándose entonces hoja *peltada*, como en el taco de reina (*Tropaeolum majus*) o el irupé (*Victoria cruziana*).

El *limbo* o *lámina* es generalmente aplanado y con la cara adaxial (superior) de un color más oscuro que la inferior, en donde resulta más notable la nervadura.

El limbo de las *monocotiledóneas* es generalmente entero y, a menudo, se halla dividido (hojas *compuestas*) en muchas *dicotiledóneas*.

Las hojas de las *monocotiledóneas* normalmente presentan sus nervios paralelos, en tanto que en las *dicotiledóneas* son retinervadas. Hay muchas excepciones a esta regla.

Las diversas formas de las hojas, las características de sus bordes y las divisiones que puede presentar el limbo en las hojas compuestas ha dado origen a una terminología muy rica.

Las hojas compuestas pueden ser *digitadas* (fig. 98 *j*) cuando los folíolos se disponen en forma radial, como los dedos de una mano; o *pinnadas*, cuando los folíolos se disponen a uno y otro lado del raquis, como las barbas de una pluma (fig. 98 *k*). Si existe un folíolo terminal se dice que la hoja es *imparipinnada*. Si el número de folíolos es par, la hoja será *paripinnada*. El *raquis*, que resulta de la prolongación del pecíolo en las hojas pinnadas, puede estar

dividido dando origen a hojas *bipinnadas* y *tripinnadas*. Los folíolos se subdividen también en *foliólulos*, llamándose *peciólulos* a los cabitos que los unen al *raquis*.

La morfología de las hojas proporciona elementos diagnósticos muy valiosos en sistemática, ya que permiten diferenciar diversos taxones. Así, por ejemplo, los géneros *Melilotus* (tréboles de olor), *Medicago* (alfalfa, tréboles de carretilla) y *Trifolium* (verdaderos tréboles), todos pertenecientes a la importante familia de las *leguminosas*, pueden distinguirse mediante el examen de sus hojas (fig. 98, *l*). En los dos primeros, el peciólulo central es largo, a diferencia de *Trifolium*, que lo posee muy breve. En *Melilotus* todo el borde de los folíolos es aserrado, en tanto que en *Medicago* solamente el tercio distal tiene esta característica.

La mayoría de las plantas presentan el fenómeno de *polimorfismo foliar* o *heterofilia*, es decir, que pueden tener hojas morfológicamente diferentes. En una misma planta puede haber nomofilos, pérulas, brácteas, etc., pero la *heterofilia* puede manifestarse hasta en los nomofilos. En el género *Eucalyptus*, las hojas juveniles o las que aparecen en los retoños luego de una poda enérgica, son sésiles y simétricas, en tanto que las hojas del árbol adulto son pecioladas y falcadas (en forma de hoz). Este fenómeno es muy notable en el eucalipto de adorno (*Eucalyptus cinerea*). En el poroto (*Phaseolus vulgaris*) los protofilos son simples, en tanto que los nomofilos son trifoliolados.

La duración de la vida de las hojas es variable: a veces efímera, como en muchas plantas áfilas de regiones secas, que caen prontamente, encargándose el tallo de realizar la fotosíntesis. En las plantas *caducifolias* las hojas aparecen en primavera y caen en otoño. En las plantas *perennifolias* o siempre verdes, las hojas viejas caen después de haberse formado las hojas nuevas o, a veces, permanecen aún varios años sobre la planta madre. Algunas especies de la familia de las *gesneriáceas* (a la que pertenecen las conocidas violetas africanas: *Saintpaulia*) poseen una característica muy curiosa, ya que uno de sus dos cotiledones queda reducido y el otro resulta la única hoja fotosintética que tendrá la planta en toda su vida. En la axila de este cotiledón se ubica la yema que producirá las inflorescencias.

Prefoliación

La *prefoliación* trata de la disposición del primordio foliar en la yema y puede estudiarse haciendo cortes transversales de la misma. Existen distintos tipos (fig. 99): en (*a*) se tiene la *plegada*, característica de los olmos (*Ulmus*) y del raigrás anual (*Lolium multiflorum*). En la *plicata* (*b*) la hoja se pliega varias veces, como un fuelle, y puede verse en los arces (*Acer*) y las vides (*Vitis*). En la disposición *convoluta* (*c*) cada hoja está arrollada sobre sí misma, como en un cucurucho: lechuga (*Lactuca sativa*), raigrás perenne (*Lolium perenne*). La prefoliación *involuta* (*d*) caracteriza a las hojas cuyos primordios se encorvan por sus bordes arrollándose hacia la cara superior de la lámina,

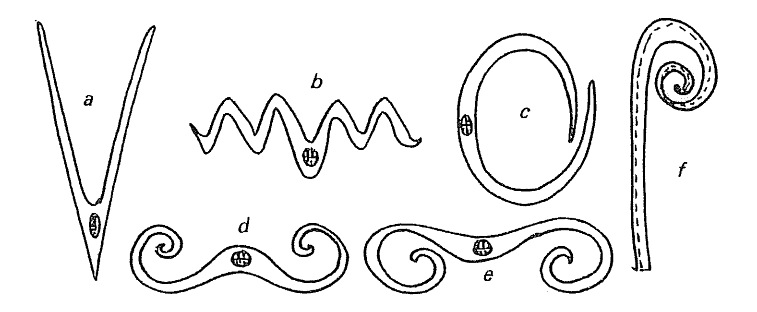


Figura 99. Distintos tipos de prefoliación: *a*: plegada; *b*: plicata; *c*: convoluta; *d*: involuta; *e*: revoluta; *f*: circinada.

como en los álamos (*Populus*) o el peral (*Pyrus communis*). Cuando el encorvamiento es hacia la cara inferior se denomina *revoluta* (*e*), como ocurre en los sauces (*Salix*). Finalmente, puede haber casos en los que la extremidad distal de las hojas juveniles de los helechos aparecen arrolladas en cayado, desplegándose como la cuerda de un reloj. Esta disposición debe observarse en vista lateral y se conoce como prefoliación *circinada* (*f*).

Anatomía de las hojas

En las hojas normales se encuentran los mismos tejidos (*tegumentarios, fundamentales* y *conductores*) que en el resto de la planta, pero distribuidos en patrones propios para cada especie y adaptados para la mayor eficiencia en la fotosíntesis. Las condiciones del ambiente ejercen también una fuerte acción modeladora sobre la estructura anatómica de este órgano.

En la *epidermis* (ver pág. 99 y sig.) las células se disponen en forma compacta, siendo los únicos meatos los correspondientes a los ostíolos de los *estomas*.

Las células de los *estomas* pueden presentarse al mismo nivel que las del resto de la epidermis o sobresaliendo de ellas y aún hundidas en cavidades (*criptas estomatóforas*) que pueden llegar a tener varios estomas. Estas características están relacionadas con las condiciones ambientales en que se halla la hoja.

El *mesófilo* está formado por clorénquima cuyas células dejan entre sí numerosos meatos que posibilitan el intercambio de gases. En la mayoría de las hojas aplanadas, cuya lámina ocupa una posición próxima a la horizontal, el parénquima del mesófilo está formado, hacia la cara adaxial o superior, por células alargadas y más o menos cilíndricas o prismáticas, con abundantes cloroplastos y, por su ordenamiento y aspecto, se lo llama *parénquima en*

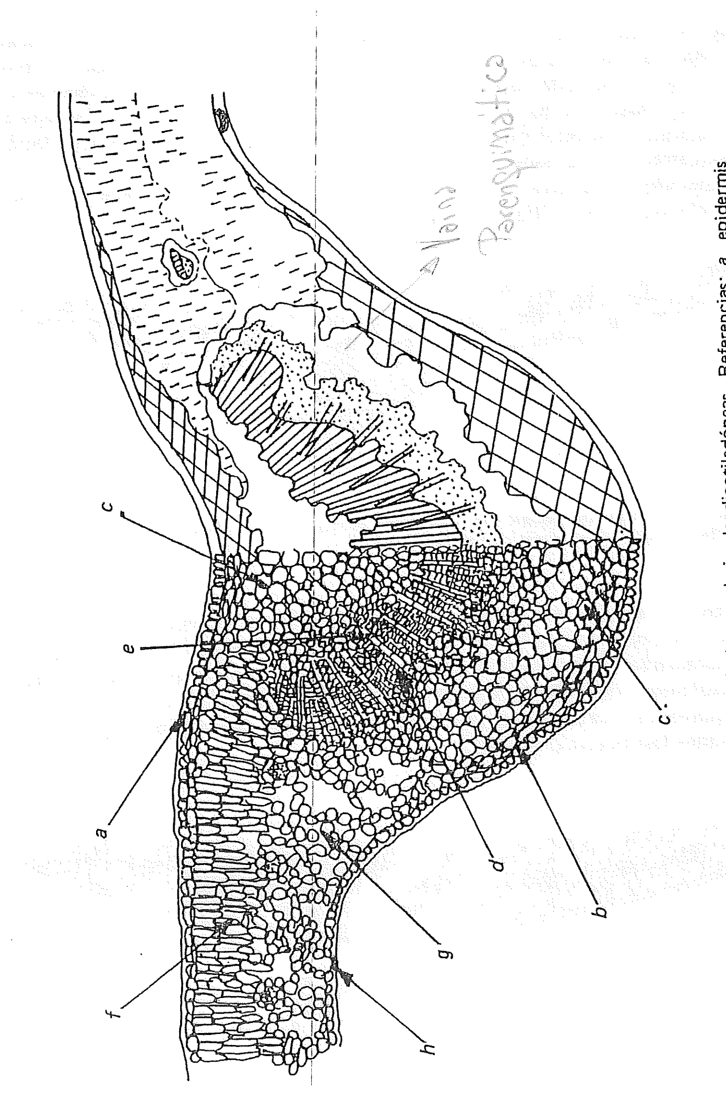


Figura 100. Corte transversal de una hoja de dicotiledóneas. Referencias: *a*, epidermis adaxial; *b*, epidermis abaxial; *c*, colénquima; *d*, floema; *e*, xilema; *f*, clorénquima en empalizada; *g*, clorénquima lagunoso; *h*, estoma. En la mitad derecha, los tejidos se representan de acuerdo con los signos de Metcalfe y Chalk.

empalizada. Hacia la cara inferior o abaxial, el parénquima suele estar constituido por células con pocos cloroplastos, de formas más o menos lobuladas, dejando grandes meatos entre sí, por lo que constituye un *parénquima lagunoso* (fig. 100). Esta estructura puede verse en los cortes transversales de hojas de ligustro (*Ligustrum lucidum*) y en otras *dicotiledóneas*. El sistema de espacios intercelulares continuo en ambas zonas permite la circulación e intercambio de los gases.

Cuando se observa esta disposición se dice que la hoja tiene estructura *bifacial* o *dorsiventral* (fig. 101).

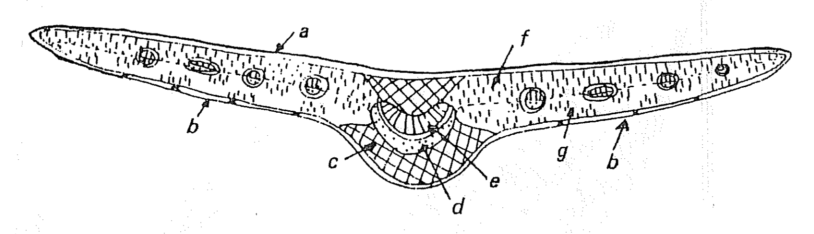


Figura 101. Corte transversal de una hoja dorsiventral de dicotiledóneas (signos de Metcalfe y Chalk). Compárese con la figura 100.

En las plantas que tienen sus hojas péndulas o erguidas y que reciben luz por ambos lados de la lámina (*Eucalyptus*) es frecuente hallar *parénquima en empalizada* hacia ambas epidermis y entonces se dice que poseen estructura *isolateral* (fig. 102 *a*). Algunas especies, sobre todo de ambientes húmedos y sombreados, tienen hojas con mesófilo formado por células más o menos uniformes (estructura *unifacial*).

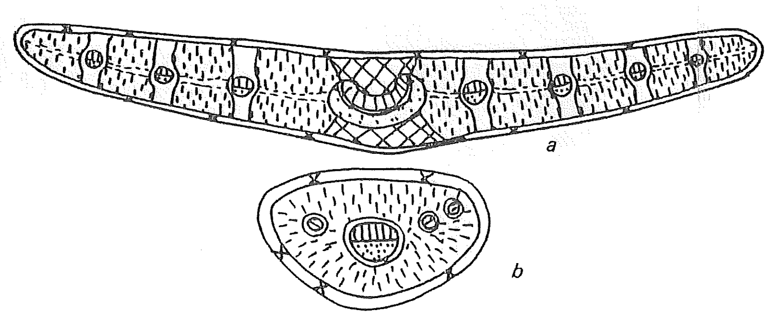


Figura 102. Cortes transversales de hojas con estructura isolateral (a) y radiada (b). (Signos de Metcalfe y Chalk.)

En algunas hojas de sección más o menos circular el *parénquima en empalizada* forma un cilindro subepidérmico. A esta disposición se la llama *radiada* (fig. 102 *b*) y se da, entre otras, en plantas carnosas de lugares salinos y en especies suculentas.

A pesar del mayor tamaño de los meatos en el parénquima lagunoso, el total de la *superficie libre interna* es mayor en el parénquima en empalizada. Esto es explicable ya que la fotosíntesis, que requiere una gran superficie libre para un mejor intercambio gaseoso, ocurre en mayor proporción en el parénquima en empalizada.

El *sistema vascular* de las hojas presenta aspectos característicos: en las hojas *retinervadas*, típicas de las *dicotiledóneas*, el nervio medio suele ser más prominente y los demás se subordinan a él. En las hojas *paralelinervadas*, frecuentes en las *monocotiledóneas*, no siempre puede distinguirse un nervio central o más notable que los demás. En estas hojas existen nervios transversales que interconectan los paralelos, de modo que, en sentido estricto, también serían retinervadas.

En el pecíolo, el número y distribución de los haces conductores es muy variable, según sean las especies consideradas.

Cuando se examinan las terminaciones de los hacecillos es común que los elementos xilemáticos (traqueidas cortas) se extiendan más allá que los del floema, que son elementos cribosos angostos con grandes células anexas. A veces ambos tejidos terminan juntos.

Cuando en una hoja los hacecillos son colaterales, el xilema ocupa posición adaxial. Esto se explica porque en el tallo el xilema ocupa la posición interna y el floema la externa, y al producirse el encorvamiento del rastro foliar el xilema queda hacia la parte superior. En las *dicotiledóneas* los nervios principales se unen a la epidermis mediante bandas de tejido colenquimático.

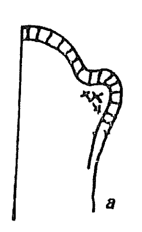
Es frecuente que las células parenquimáticas que rodean a los haces vasculares formando una vaina, sean diferentes a las del resto del mesófilo. La vaina parenquimática puede extenderse hasta la epidermis y parece servir para la conducción y el almacenamiento de sustancias.

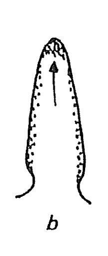
En las plantas carbono 4 (pág. 23) se observa una vaina parenquimática característica (*kranz*) cuyas células, radialmente ordenadas, tienen mayor tamaño que las del resto del mesófilo, siéndolo también sus cloroplastos y mitocondrias.

En algunas familias de plantas, y en especial en *dicotiledóneas* herbáceas, pueden observarse células parenquimáticas especiales asociadas a los haces conductores (*células de transferencia*) y cuya función se cree relacionada con la traslocación de sustancias desde el mesófilo hacia el hacecillo. El citoplasma de estas células es denso y las paredes presentan repliegues hacia el lumen, de modo que la superficie del plasmalema, adosado a ellas, aumenta considerablemente.

Origen de las hojas

La ontogenia de una hoja simple, como la de una planta dicotiledónea, puede resumirse de la siguiente manera: apenas por debajo del meristema apical del tallo se producen divisiones periclinales de las células subepidérmicas, al mismo tiempo que las capas superficiales muestran células con divisiones anticlinales (fig. 103 *a*). Esto determina la aparición de un abultamiento que luego se aplanará lateralmente por crecimiento diferencial, originándose así el primordio foliar.





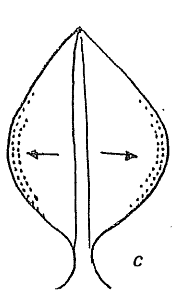


Figura 103. Origen de las hojas. *a*: comienzo de aparición del primordio foliar; *b*: primordio foliar mostrando las regiones meristemáticas (punteado) apicales y subapicales; *c*: el mismo, más desarrollado, indicándose los meristemas marginales.

En el extremo distal de este primordio existen células iniciales apicales y subapicales que entran en división (fig. 103 *b*). Las células derivadas de la inicial apical producen un aumento de la longitud del primordio pero prontamente cesan de dividirse y son reemplazadas por las células subapicales que, a partir de este momento, se encargan del crecimiento de la hojita en longitud y espesor. En los bordes de este primordio existen meristemas marginales (fig. 103 *c*) en los cuales también se pueden distinguir iniciales superficiales (que producirán la protodermis) y submarginales (que intervendrán en la formación del mesófilo y del sistema de conducción).

La formación del mesófilo se cumple según diversos modos de multiplicación celular, variables según las especies.

Una vez formados los distintos tejidos de la hoja, se producen nuevas divisiones anticlinales que conducen a la extensión del órgano, pero sin que se altere el número de capas celulares que existían previamente.

En las *monocotiledóneas* y en las *coníferas* el crecimiento marginal es limitado y este hecho explica porqué las hojas de estas plantas son largas y angostas.

En las especies que tienen hojas compuestas o muy divididas, los folíolos o lóbulos se originan en centros localizados de gran actividad meristemática que actúan individualmente.



En algunas especies con hojas aparentemente divididas, como en las *palmeras* y el banano (*Musa*), el fenómeno se debe a que hay necrosis y posterior rotura o disociación de tejidos. Esta característica hace que las hojas ofrezcan menos resistencia al viento.

La configuración particular del parénquima en empalizada y del lagunoso se debe a la división diferencial de las células que lo originan. En el primero de ellos, prevalecen las divisiones anticlinales seguidas por el alargamiento de las células hijas. En el parénquima lagunoso, también se produce este tipo de divisiones pero éstas son menos frecuentes y las células hijas quedan más o menos isodiamétricas.

A medida que las células del parénquima en empalizada se dividen en forma anticlinal, las células epidérmicas se alargan siguiendo el plano medio de la hoja. Cuando cesan las divisiones en el clorénquima en empalizada sus células se redondean y producen espacios intercelulares de manera esquizógena. El crecimiento de la pared en las células del clorénquima lagunoso suele quedar limitado a ciertas regiones, lo que determina la aparición de las típicas formas lobuladas y la producción de grandes meatos.

En las hojas de las *dicotiledóneas* la nervadura comienza a formarse de manera acrópeta como continuación del rastro foliar que, de este modo, aparece como el futuro nervio medio. A partir del mismo se originarán los nervios de segundo orden. Los pequeños hacecillos que completan el sistema conductor por lo común se inician en la parte distal de la hoja y completan su diferenciación en sentido basípeto hasta formarse todo el tejido vascular.

Todos estos fenómenos ocurren en la yema ya que, cuando las hojas emergen de ella, el crecimiento se debe casi exclusivamente al *alargamiento* celular y son muy pocas las divisiones que se producen en la hoja en expansión.

Abscisión

La abscisión es la separación de hojas, y aun de tallos, producida de manera natural o provocada, pero sin daño para el vegetal. De esta manera, muchas plantas pierden sus hojas en otoño y también experimentan la caída de piezas florales, la flor entera, el fruto y aun yemas y braquiblastos, tal como puede advertirse en los pinos (*Pinus*).

En la zona de separación (fig. 104) se puede advertir la aparición de una capa de células por donde se producirá la abscisión y de otra capa que cumplirá funciones de protección, cerrando la herida a la entrada de posibles parásitos. Antes de que se produzca la caída, la zona de abscisión se reconoce como una región algo más clara y con un leve estrangulamiento. El desprendimiento puede efectuarse por disolución de la laminilla media que une las células, a veces acompañada por disolución parcial de las paredes celulares contiguas y también por disolución de varias capas de células.

En las *dicotiledóneas* leñosas, la capa de abscisión se produce por divisiones celulares previas y son estas células recién formadas las que se disuelven.

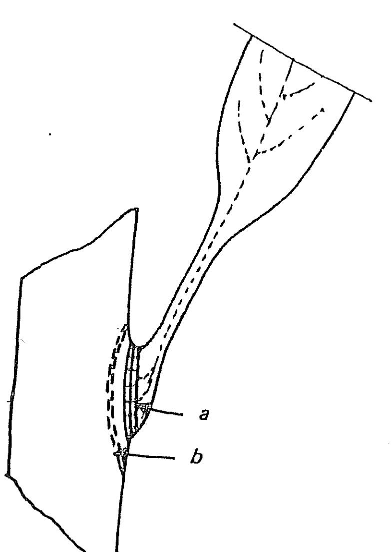


Figura 104. Abscisión. Referencias: *a*, capa de separación; *b*, capa de protección.

Este fenómeno ocurre en los tejidos parenquimáticos. La rotura al nivel de los elementos de conducción se produce por acción mecánica pero, previamente, puede ocurrir tilosis (ver pág. 122) en los elementos del xilema.

La capa protectora puede originarse por la actividad de un felógeno que originará una peridermis continua con la del tallo o, también, por lignificación o producción de gomas que sellan la herida.

En las *monocotiledóneas* y en las *dicotiledóneas* herbáceas no se ve el fenómeno de disolución, ya que la separación obedece a causas mecánicas. Esto también sucede en algunas *coníferas.*

La abscisión es regulada por diversos factores, principalmente hormonales (auxinas). Según la concentración de estas sustancias se puede provocar o impedir la abscisión, y este hecho tiene gran importancia práctica. Así, pueden defoliarse algunas plantas (algodonero: *Gossypium;* alfalfa, *Medicago sativa*, etc.) para cosechar mejor sus frutos sin que el follaje dificulte la operación. También se usan sustancias químicas, similares en sus efectos a las producidas naturalmente, para efectuar el raleo de los frutos cuando los árboles cargan demasiado o, por lo contrario, para fijarlos, impidiendo la caída natural. Estas operaciones son importantes en la práctica hortícola y frutícola.



Modificaciones de la anatomía foliar

El medio ambiente determina distintas configuraciones estructurales de las hojas. Por sus relaciones con el agua, se puede clasificar a las plantas en *xerófitas, mesófitas e hidrófitas* (ver pág. 197 y sig.) y la configuración de las hojas puede proporcionar los caracteres distintivos más notables para distinguir estos grupos: las hojas de las plantas *xerófitas*, que crecen en lugares con elevada insolación y escasas lluvias, suelen ser reducidas y compactas (*microfilia*) y todas sus células son pequeñas. La epidermis es compacta, con cutícula gruesa y gran densidad estomática. Los estomas suelen estar protegidos en criptas que, además, con frecuencia tienen pelos protectores que dificultan la salida del vapor de agua. A veces toda la hoja es velluda. Son comunes las esclereidas y entonces la hoja es rígida o coriácea o pueden hallarse especies con hojas suculentas donde el agua es almacenada y retenida fuertemente por coloides hidrófilos.

Aun en un mismo árbol es frecuente hallar una gran variación en la anatomía foliar como consecuencia de la diferente exposición de estos órganos.

Las hojas de las *dicotiledóneas* pueden presentar muchas variaciones, algunas de las cuales fueron examinadas. En algunas especies el mesófilo no está bien diferenciado en parénquima en *empalizada* y *lagunoso*. Se trata de hojas delgadas, tiernas y con estomas elevados (caracteres hidromórficos) como puede verse en la lechuga (*Lactuca sativa*). A veces el parénquima en *empalizada* está dispuesto en forma floja (batata: *Ipomoea batatas*; papa: *Solanum tuberosum*, etcétera).

En el parénquima de muchas hojas sumergidas o flotantes de las plantas acuáticas hay grandes meatos con aire (*aerénquima*), poco esclerénquima y un sistema vascular —especialmente el xilema— poco desarrollado.

En las *dicotiledóneas* el sostén lo proporciona principalmente el tejido colenquimatoso, pero también contribuye algo el sistema vascular. A veces puede haber esclerénquima, como en las hojas pertenecientes a especies de las familias de las *borragináceas, labiadas* y *leguminosas.*

En el pecíolo se hallan a menudo los mismos tipos de tejidos que en la lámina.

Las hojas de las *monocotiledóneas* son variables, tanto en forma como en estructura y, a veces, pueden semejarse a las de *dicotiledóneas* poseyendo pecíolo o lámina, como en las achiras (*Canna*) o las calas (*Zantedeschia aethiopica*). Lo común es que no haya pecíolo notable y sean paralelinervadas y angostas.

Muchas hidrófitas tienen, debido a la convergencia, caracteres semejantes a las hojas de las *dicotiledóneas* que crecen en esos mismos hábitats. En las distintas especies de *Elodea* toda la hoja se limita a las dos epidermis, careciendo de mesófilo.

Algunas especies presentan características de dorsiventralidad, como en el banano (*Musa*) y las azucenas (*Lilium*).

Algunas hojas son difíciles de interpretar : en los lirios (*Iris*), la lámina (en

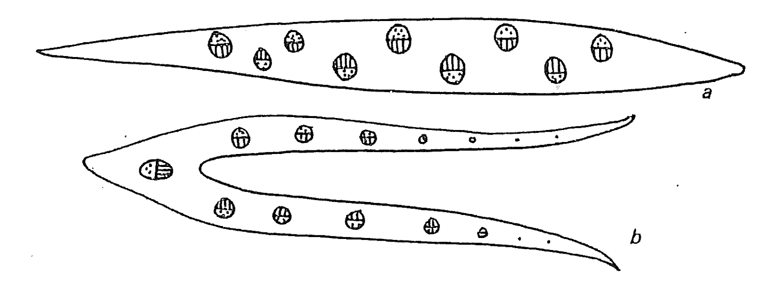


Figura 105. Corte transversal de una hoja de lirio (*Iris*). *a*: corte del filodio; *b*: corte de la base foliar.

realidad un *filodio*) tiene los hacecillos dispuestos como se ve en la figura 105 *a* y resulta evidente que se llegó a esta disposición por plegamiento y fusión posterior, ya que la vaina tiene la estructura que se esquematiza en la figura 105 *b*.

En algunos *Allium* (cebolla, etc.) las hojas son fistulosas (huecas) y el parénquima en empalizada se ubica hacia la cara exterior.

Muchas hojas de *monocotiledóneas* tienen gran cantidad de esclerénquima asociado o no con los hacecillos. Estas estructuras proporcionan las 'fibras duras" del comercio (pág. 115).

Anatomía de las hojas de las gramíneas

En las hojas de estas plantas los hacecillos paralelos, grandes y pequeños, alternan regularmente y se conectan mediante hacecillos transversales. El hacecillo central es, generalmente, más grueso que los demás. Lo más común es que no exista diferenciación en parénquima en *empalizada* y *lagunoso*. En las *gramíneas* que poseen estructuras del tipo *panicoide* (un subgrupo de estas plantas), el mesófilo tiene sus células rodeando a los haces vasculares con una disposición ordenada (mesófilo *radiado* : fig. 106 *a*). En el grupo de las *festucoideas* el mesófilo es del tipo *difuso* (fig. 106 *b*). También puede haber un *parénquima incoloro* vecino a los hacecillos o a las células buliformes (ver más abajo).

Los hacecillos están rodeados por una o más vainas de distinta naturaleza. En las *festucoideas* existe una vaina interna esclerenquimática (vaina *mestomática*) y una externa de naturaleza *parenquimática*. En las panicoideas sólo puede observarse la vaina *parenquimática*. En las *gramíneas* del tipo carbono 4 es muy notable la vaina parenquimática (*kranz*) (pág. 23).

El esclerénquima, que suele ser muy desarrollado, generalmente vincula

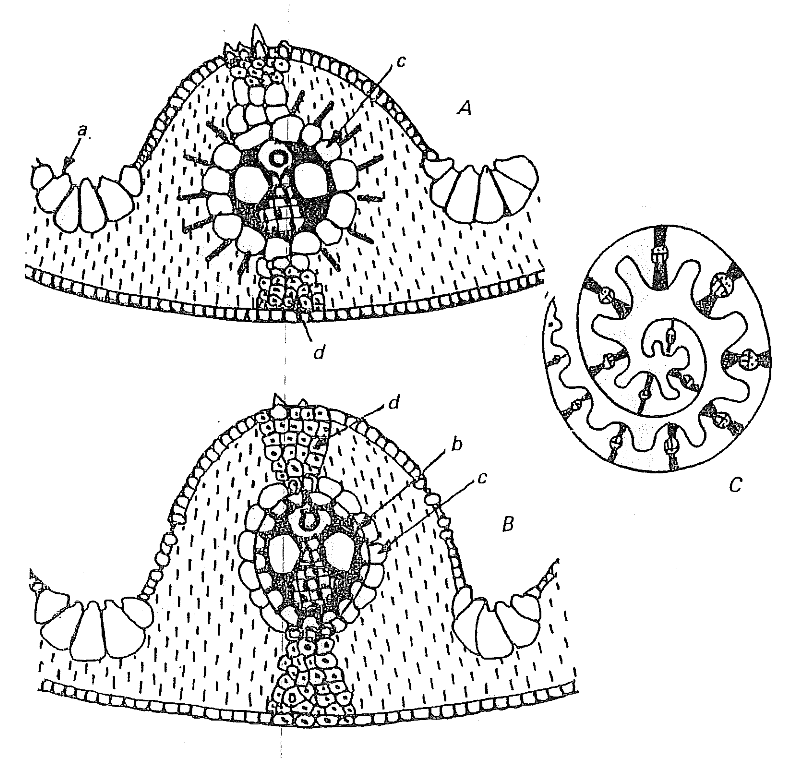


Figura 106. Cortes transversales de hojas de gramíneas. *A*: estructura tipo panicoide; *B*: estructura tipo festucoide; *C*: corte transversal del filodio arrollado por la acción de las células buliformes. Referencias: *a*, células buliformes; *b*, vaina mestomática; *c*, vaina parenquimática; *d*, esclerénquima.

a los hacecillos con las epidermis. Cuando el esclerénquima liga al hacecillo con ambas epidermis se dice que éste es *trabado*. Si el tejido de sostén llega a una sola epidermis será *semitrabado* y cuando se halla desvinculado con las epidermis se dice que es *libre*. Se pueden observar fibras esclerenquimáticas en los bordes de las hojas.

La epidermis está compuesta por diferentes tipos de células (fig. 107). Las *células largas* poseen paredes anticlinales lisas u onduladas y resultan más cortas y de paredes más gruesas cuando se ubican sobre las nervaduras. Las *células suberosas* tienen, como su nombre lo indica, paredes impregnadas con suberina y pueden presentar inclusiones. Las células *silícicas* pueden estar aisladas o formando hileras o pares sílico-suberosos con las células suberosas.

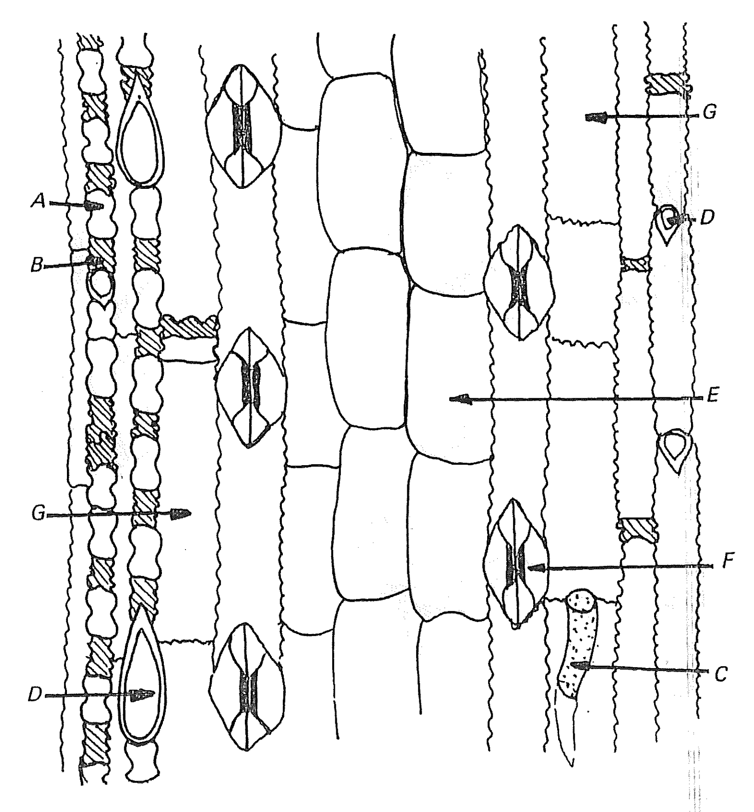


Figura 107. Epidermis de gramíneas. Referencias: *A, B*, células cortas; *A*, células silícicas; *B*, células suberosas; *C*, pelo bicelular; *D*, aguijón; *E*, células buliformes; *F*, estomas; *G*, células largas.

También pueden presentarse diversos *tricomas*: pelos, ganchos y aguijones o papilas. Las *células buliformes* son grandes y de paredes lisas. Se ubican en la epidermis adaxial, en el fondo de los surcos intercostales. Son células con función motora, ya que al perder agua posibilitan el acartuchamiento de la hoja con lo que se disminuye la transpiración. Al restablecerse el suministro de agua actúan como una cuña, extendiendo la lámina. La acción de estas células explica el rápido enrollamiento de las hojas de *gramíneas* separadas de la planta, así como el aspecto que presentan las mismas en épocas de sequía (fig. 106 *c*).

Los estomas son muy particulares y fueron descritos en la página 106.

La epidermis de las *gramíneas* del tipo *panicoide* posee pelos bicelulares y células silícicas en forma de halterio (pesas de gimnasta) o de doble hacha. En las de tipo *festucoide* los pelos son unicelulares y las células silícicas son redondeadas o en forma de bastón. Todos estos caracteres tienen valor en estudios de la sistemática de esta familia de plantas.

Anatomía de las hojas de las gimnospermas

La mayoría de las especies de las *gimnospermas* son perennifolias, aunque algunas tienen hojas caducas : ginkgo (*Ginkgo biloba*), ciprés calvo (*Taxodium distichum*), alerce europeo (*Larix decidua*), etcétera.

En los pinos (*Pinus*) las hojas aciculares se originan en braquiblastos y tienen sección oval o triangular. La epidermis presenta células con paredes gruesas y cutícula espesa y los estomas aparecen muy hundidos (fig. 108). Por debajo de la epidermis se observa una *hipodermis* fibrosa esclerificada que sólo se interrumpe por debajo de los estomas. El mesófilo no presenta diferenciación y está formado por células cuyas paredes tienen plegamientos (*mesófilo plegado*). También pueden observarse conductos resiníferos.

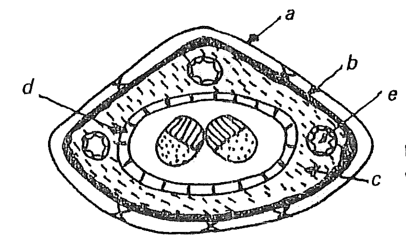


Figura 108. Corte transversal de una hoja de gimnospermas (*Pinus*). Referencias: *a*, epidermis; *b*, hipodermis; *c*, mesófilo; *d*, endodermis; *e*, conducto resinífero.

El sistema vascular está formado por uno o dos hacecillos colaterales ubicados en posición central. Los hacecillos se ven rodeados por un tejido, llamado "de transfusión", y formado por traqueidas y células parenquimáticas.

El hacecillo y el tejido de transfusión están rodeados por una *endodermis* que forma una vaina de células de paredes gruesas donde llegaron a observarse bandas de Caspary. A la madurez, esta capa se lignifica y es probable que también se suberifique.

En muchas especies de *coníferas* las hojas son de estructura diferente: escamosas en los cipreces (*Cupressus*), aovadas y multinervadas en *Araucaria* y en *Agathis*, etcétera.

En *Araucaria* la hipodermis puede tener hasta cinco capas de células. También puede faltar, como ocurre en los tejos (*Taxus*).

En algunos géneros (*Araucaria, Podocarpus*) puede haber parénquima en empalizada hacia ambas caras (estructura *isolateral*) y también hay ejemplos de hojas *dorsiventrales* (*Abies, Sequoia*).

La *endodermis* puede faltar y ser reemplazada por una banda parenquimatosa. La cantidad y distribución del tejido de transfusión también puede ser variable.

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. II. Organs. E. Arnold. G. Bretaña, págs. 117-196.

Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw Hill, Tokio, págs. 317-340.

Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, págs. 427-484.

——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley. N. York, págs. 258-295.

——— (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, págs. 299-349.

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de Botánica. 2° ed., Labor. Barcelona-Buenos Aires, págs. 230-259.

Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín. Barcelona-Buenos Aires, págs. 124-132.

IX. ADAPTACIONES DEL CORMO

Frecuentemente el cormo está modificado, al menos en algunas de sus partes, y sus cambios se relacionan directamente con el medio ambiente. Este efecto modelador del medio hace que muchas plantas de una región determinada, aunque no guarden parentesco entre sí, se parezcan de modo notable. Por otra parte, los climas similares, pero de distintas regiones de la Tierra, hacen que muchas plantas no emparentadas adquieran aspecto semejante. Este fenómeno se llama *convergencia*. La revisión cuidadosa de las formas convergentes permite establecer que muchos órganos son *análogos*, o sea que aunque resulten distintos por su origen son semejantes por su función. Un buen ejemplo se puede hallar en las *cactáceas*, familia de plantas casi exclusivamente americanas que tienen su contrapartida en muchas *aizoáceas, asclepiadáceas* y *euforbiáceas* con aspecto de cactus pero que viven en el sur de Africa. El parecido suele ser tan notable que muchas veces se menciona vulgarmente a todo este grupo de plantas como "cactus", aunque un examen cuidadoso de sus partes vegetativas o de sus flores revela de inmediato las diferencias. Dentro de estas plantas cactiformes se pueden encontrar, además, algunas especies de *Cissus* (*vitáceas*), muchas *liliáceas, compuestas*, etcétera.

El examen de una planta desconocida permite también conocer algo sobre su hábitat. Son inconfundibles las *gramíneas* de una estepa y las de un pantano; las plantas típicas de los suelos salados (halófitas); las de alta montaña, etcétera.

Considerando los caracteres de determinado órgano, su origen y sus funciones, se llegan a establecer los conceptos de homología y analogía (pág. 2).

El *agua* y la *luz* son los dos factores del ambiente con mayor importancia en la configuración de las plantas.

Las plantas adaptadas a vivir en el agua, total o parcialmente sumergidas, se llaman *hidrófitas*. Vulgarmente se las conoce como *plantas acuáticas*[1]. Entre las que viven sumergidas pueden mencionarse la cola de zorro (*Ceratophyllum demersum*) y la gambarrusa (*Potamogeton*), invasoras en lagunas de la provincia de Buenos Aires y las elodeas (*Egeria densa, Elodea*), comunes en los espejos de agua dulce. Algunas hidrófitas poseen hojas flotantes, como el irupé

[1] Véase A. L. Cabrera (1964): Las plantas acuáticas. Buenos Aires, EUDEBA (Libros del caminante). 93 páginas.

(*Victoria cruziana*) y los nenúfares (*Nymphaea*), en tanto que otras especies poseen partes sumergidas y partes aéreas, como la flecha de agua (*Sagittaria montevidensis*).

Estas plantas pueden absorber por todo su cuerpo el agua, el anhídrido carbónico y las sales disueltas en el agua, ya que poseen cutícula muy delgada. La epidermis de las plantas sumergidas carece de estomas y de pelos. En algunas hojas (*Elodea*) puede faltar el mesófilo, de modo que sólo se observan ambas epidermis con abundantes cloroplastos. El tejido xilemático está muy reducido o puede faltar por completo, así como el tejido de sostén, ya que estas plantas se hallan suspendidas en el agua. Es muy frecuente la presencia de aerénquimas que contribuyen a la flotabilidad y aereación y, muchas veces, presentan *neumatóforos* (raíces respiratorias) que son raíces epígeas, geotrópicamente negativas y con abundante aerénquima, las cuales se encargan de proveer aire a los demás tejidos sumergidos.

Cuando las plantas habitan en tierra firme, la disponibilidad de agua las modela de manera diversa. La forma y el hábito de crecimiento de una planta pueden modificarse en grado considerable al cambiarlas de un lugar a otro con distinta temperatura, humedad, intensidad luminosa, etcétera.

Los *higrófitos* están adaptados para vivir en lugares con permanente humedad y son plantas de sombra, que se marchitan con gran facilidad al llevarlas a ambientes más secos. Pertenecen a este grupo muchas plantas de los estratos bajos de las selvas húmedas tropicales y templadas. Numerosas especies de este tipo ecológico se cultivan como ornamentales en invernáculos húmedos y, aunque se comercializan como "plantas de interior", se comportan en forma mediocre al cultivarlas en los ambientes relativamente secos de las casas. En este caso, es aconsejable disponer estas plantas en un "terrario" convenientemente iluminado, donde se puede controlar la humedad relativa, que siempre deberá ser bastante alta.

Estas plantas se caracterizan por poseer raíces y tejidos de conducción poco desarrollados y tienen hojas grandes, tiernas o jugosas, con pelos vivos y, frecuentemente, con hidatodos.

Los *mesófitos* son plantas que viven en suelos moderadamente húmedos y climas donde no hay un largo período seco. Integran este grupo muchos árboles y arbustos de hoja caduca y la mayoría de las plantas económicas: muchos cereales, hortalizas, etcétera.

Los *xerófitos* son vegetales que pueden soportar grandes sequías, a veces de varios años, y suelen presentar una gran variedad de adaptaciones que les permiten sobrevivir en las condiciones de climas desérticos o de regímenes monzónicos, en lugares rocosos, etcétera. Están provistos de dispositivos que impiden la pérdida excesiva de agua (estomas hundidos o en criptas, cutícula gruesa, pelos muy abundantes, etcétera). Las raíces suelen ser muy largas y ramificadas y esta característica les permite explorar un gran volumen de suelo y aprovechar lluvias ligeras para abastecerse de agua para una larga temporada. Las hojas suelen ser pequeñas, siempre verdes, a veces coriáceas, como en el olivo (*Olea europaea*), con esclereidas y estructura anatómica isolateral o

radiada, o péndulas (*Eucalyptus*) u orientadas en dirección norte-sur, por lo cual se las llama "plantas brújula". Esta orientación hace que, a mediodía, reciban muy poca insolación, evitando así la pérdida excesiva de agua. A veces el limbo se reduce y el pecíolo se aplana (*filodio*) cumpliendo la función fotosintética, como ocurre en las especies australianas del género *Acacia*, ya citadas. A menudo las hojas caen al comenzar el período seco, o son de muy corta vida y de tamaño reducido: plantas *áfilas* o *subáfilas*. También puede notarse en algunas especies un marcado enanismo de toda la planta, como en la leña piedra (*Azorella*) y otras plantas en cojín, frecuentes en la cordillera de los Andes y algunas serranías de Argentina.

En muchos casos, el tallo cumple con la función fotosintética, como en la retama (*Spartium junceum*) o el itín o barba del tigre (*Prosopis kuntzei*) y, a veces, puede tomar aspecto foliiforme. En este caso puede tener crecimiento definido (*filocladio*), como en los espárragos (*Asparagus*) o el helecho mosquito (*Ruscus*), o indefinido (*cladodio*), como en las pencas de las tunas (*Opuntia*) o en la tenia (*Homalocladium platyclados*), cultivada como curiosidad en algunos jardines.

En algunas *orquídeas* epífitas (*Campylocentron*) hasta parece desaparecer el tallo, que sólo se hace patente en el momento de producirse las diminutas flores. Todas las funciones fisiológicas (absorción, respiración, fotosíntesis) las cumplen las raíces aéreas.

La *espinescencia* es muy común en las xerófitas, aunque también puede darse en otros climas. Las espinas son ricas en tejido esclerenquimático y constituyen una buena defensa contra los animales herbívoros. Las espinas pueden ser de origen caulinar o foliar. En el primer caso puede probarse su origen por la presencia de una hoja tectriz (o de la cicatriz de la misma) por debajo de la espina. Si tiene origen foliar se puede hallar una yema en su axila. A veces sólo se transforma en espina una parte de la hoja. En la pata de vaca (*Bauhinia candicans*), las estípulas se transforman en espinas y persisten en las ramas más viejas, pudiéndose observar entre ellas la cicatriz de la hoja que ya ha caído. Son foliares las espinas de diferentes especies de calafates (*Berberis*), en cuya axila se ve un braquiblasto con una roseta de nomofilos y flores o frutos; las de cina-cina (*Parkinsonia aculeata*), etcétera. Se ven espinas caulinares en la acacia negra (*Gleditsia triacanthos*), en los *Crataegus*, en la Santa Rita (*Bougainvillea spectabilis*), etcétera.

Los *aguijones* son estructuras epidérmicas, a veces incluyendo tejidos subepidérmicos, y que, a diferencia de las espinas, no están vascularizados. Son conocidos los aguijones del rosal (*Rosa*) y del palo borracho (*Chorisia*). En muchos casos ayudan a la planta a trepar, como en el frambueso (*Rubus*), una de cuyas especies, introducida en el Delta del Paraná, se ha convertido en una temible planta invasora.

La *suculencia* es el fenómeno por el cual el cormo, o parte de él, se vuelve carnoso y acumula jugo. Es un fenómeno frecuente en muchas familias de plantas: *cactáceas, aizoáceas, crasuláceas, liláceas, compuestas*, etcétera.

Muy comúnmente hay plantas adaptadas a climas de humedad o tempera-

turas variables. Existen climas que poseen una estación seca que puede ser más o menos prolongada, a veces combinada con un largo período frío, en que la vegetación queda detenida. En estos casos, algunas plantas leñosas suelen dejar caer las hojas en el período desfavorable, quedando sus yemas protegidas por pérulas.

Las hierbas perennes suelen perder la parte epígea en épocas desfavorables y es frecuente que posean tallos modificados, subterráneos, protegiéndose así del frío y de la desecación. En las montañas, los tallos suelen ser muy cortos y ramificados y las hojas a veces reducidas, se aprietan en roseta, como en la leña piedra (*Azorella*) ya mencionada, y otras plantas en cojín pertenecientes a distintas familias. Aquí también la convergencia es notable.

Los tallos subterráneos, así como las raíces engrosadas y bases foliares hipógeas, suelen acumular gran cantidad de sustancias de reserva y esto las vuelve plantas de gran interés económico. Estas reservas las emplea la planta para brotar en la época favorable o para producir las flores antes de la aparición de las hojas. Este fenómeno suele ser muy notable en los desiertos, que pueden verse cubiertos de flores de distintas especies, muchas de ellas bulbosas, al terminar el período seco o frío. Algo parecido ocurre con la flora de alta montaña al iniciarse la fusión de la nieve.

Entre las modificaciones del cormo que suelen presentar gran interés agronómico pueden mencionarse a los *rizomas*, tallos subterráneos, en general *alargados*, que carecen de nomofilos, reemplazados por catafilos escamosos o membranosos que protegen a las yemas axilares. En los *rizomas* son frecuentes las raíces adventicias, sobre todo en la vecindad de los nudos. Las yemas de los rizomas son capaces de producir vástagos epígeos o continuar el crecimiento subterráneo de aquél. Cuando el crecimiento del rizoma es prevalentemente monopodial, la yema apical se encarga de la prolongación del eje subterráneo, en tanto que los vástagos epígeos emergen de yemas axilares, como suele ocurrir en el sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*). Cuando los rizomas tienen este tipo de ramificación se dice que son de crecimiento *indefinido* (fig. 109 *a*), y por poseer este hábito, suelen ser muy invasores. Cuando la yema apical produce un vástago aéreo y el rizoma continúa creciendo simpodialmente por la actividad de yemas laterales, se dice que posee crecimiento *definido*, como en la caña de Castilla (*Arundo donax*) o los lirios (*Iris*) (fig. 109 *b*).

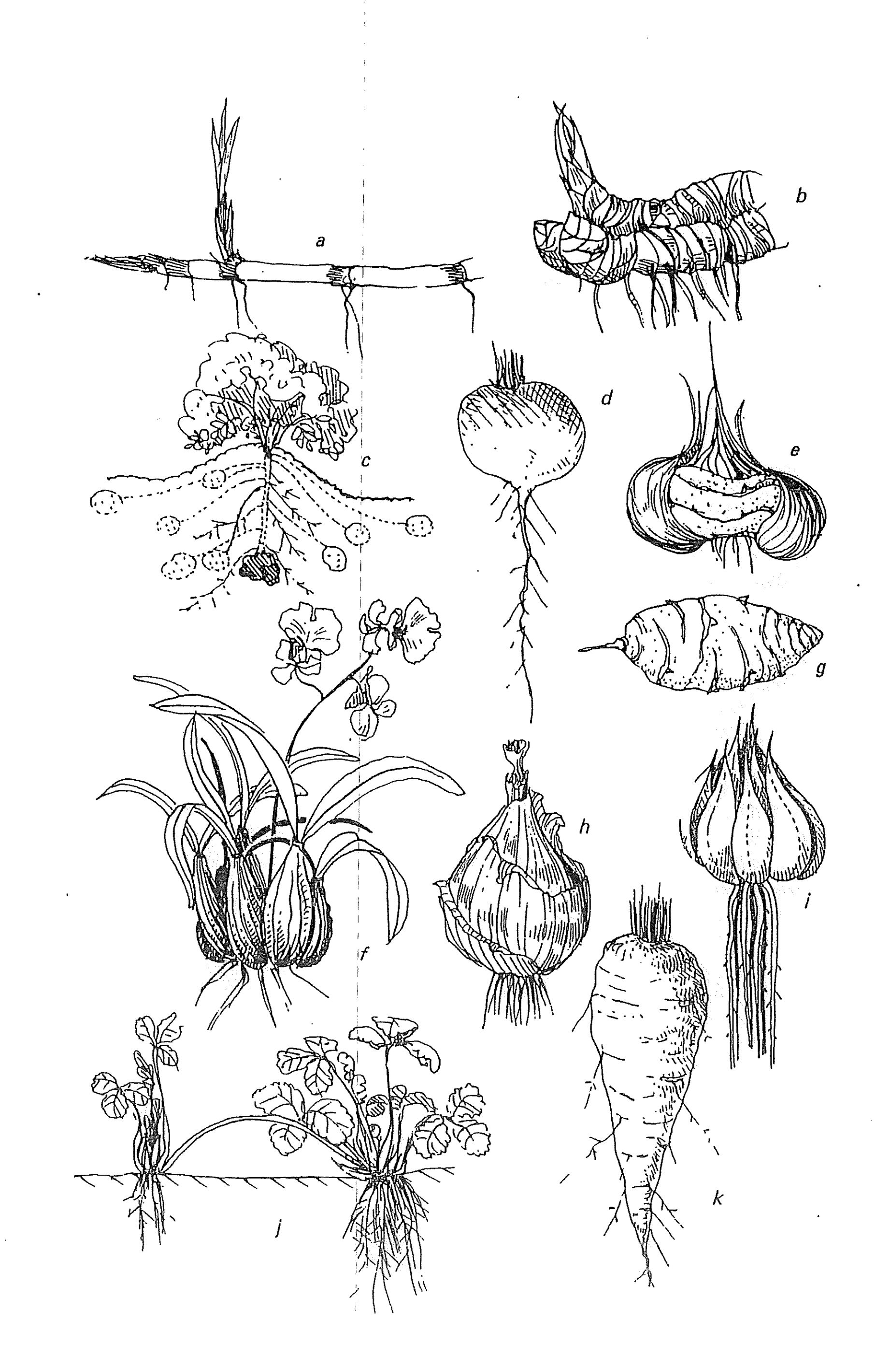


Figura 109. Modificaciones del cormo. *a*: rizoma indefinido de sorgo de Alépo (*Sorhum halepense*); *b*: rizoma definido de caña de Castilla (*Arundo donax*); *c*: planta de papa (*Solanum tuberosum*) mostrando el tubérculo "madre" (rayado), la parte aérea y los rizomas (líneas de puntos) en cuyos extremos se formarán los nuevos tubérculos; *d*: tubérculo hipocotilar de rabanito (*Raphanus sativus*); *e*: tubérculo (cormo) de gladiolo (*Gladiolus*) con los catáfilos parcialmente removidos; *f*: tubérculos ("seudobulbos") de una orquídea (*Oncidium*); *g*: tubérculo de topinambur (*Helianthus tuberosus*); *h*: bulbo tunicado de junquillo (*Narcissum tazetta*); *i*: bulbo escamoso de azucena (*Lilium*); *j*: planta de frutilla (*Fragaria*) con estolones; *k*: raíz napiforme de zanahoria (*Daucus carota*).

Numerosas plantas cultivadas son rizomatosas: caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), esparraguera (*Asparagus officinalis*), banano (*Musa*) y numerosas forrajeras, ornamentales, etcétera. A todas se las puede multiplicar con fragmentos de sus rizomas. También muchas malezas poseen rizomas y esta característica las vuelve especialmente invasoras y difíciles de erradicar. Además del sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*), ya citado, son malezas rizomatosas muy molestas el yuyo de San Vicente (*Artemisia verlotorum*), el cebollín (*Cyperus rotundus*), el yuyo sapo o sunchillo (*Wedelia glauca*), la correhuela (*Convolvulus arvensis*), etcétera.

Los *tubérculos* son tallos engrosados, más o menos isodiamétricos o poco alargados, de crecimiento limitado, generalmente subterráneos y que acumulan sustancias de reserva. El *tubérculo* no puede confundirse con las raíces engrosadas o tuberiformes, ya que posee nudos donde se encuentran yemas normales. Las raíces no poseen nudos y, en los casos en que pueden producir yemas, éstas son adventicias y aparecen en cualquier lugar. En la papa (*Solanum tuberosum*) las yemas ocupan regiones algo deprimidas (ojos) y allí también pueden verse los catafilos, especialmente en los ejemplares jóvenes.

Los tubérculos suelen formarse por engrosamiento del extremo de un rizoma, como ocurre en la papa (fig. 109 *c*), o del hipocótilo, como en el rabanito (fig. 109 *d*). En el gladiolo (*Gladiolus*), impropiamente llamado bulbo, se engruesa un corto tallo vertical que acumula reservas y que resulta protegido por las bases foliares (fig. 109 *e*). En muchas *orquídeas* epífitas (*Oncidium, Laelia, Cattleya*, etc.) engruesan las ramificaciones verticales que nacen del rizoma (fig. 109 *f*) y estas estructuras son verdaderos *tubérculos*, aunque los floricultores los llaman *seudobulbos*. Otras plantas con *tubérculos* aéreos son los ñames (por ej.: *Dioscorea batatas*). Además de la papa, poseen tubérculos de cierta importancia económica el topinambur (*Helianthus tuberosus*) (fig. 109 *g*), cultivada como forrajera para cerdos y rica en inulina, y varias especies que se cultivan en la región puneña para uso humano, como la oca (*Oxalis tuberosa*), el ulluco o papa lisa (*Ullucus tuberosus*), el añi (*Tropaeolum tuberosum*), etcétera.

Los *bulbos* son, en realidad, yemas subterráneas en las cuales se acumulan reservas en las bases foliares y el tallo adopta la forma de un *disco* o *platillo* con los entrenudos muy cortos. Algunos bulbos, como los de cebolla (*Allium cepa*) o junquillo (*Narcissus tazetta*) (fig. 109 *h*), tienen bases foliares (a veces llamadas catafilos) que rodean completamente al tallo y, por ese motivo, se los llama *tunicados*. En otras especies, los catáfilos se disponen de manera imbricada (fig. 109 *i*), como ocurre en algunas azucenas (*Lilium*), y entonces se los conoce como bulbos *escamosos*. A veces se designa al tubérculo de gladiolo, antes descrito, como *bulbo macizo*, pero en este caso las reservas se hallan en el tallo y no en las hojas. En los bulbos, las reservas acumuladas se movilizan luego de la época desfavorable, para producir la floración y la fructificación, así como las hojas nuevas. Por esta causa, deben considerarse como estructuras de perpetuación de la especie. Cuando los bulbos brotan, las sustancias de reserva migran hacia los órganos en formación y entonces las bases foliares

quedan apergaminadas o secas y pasan a cumplir funciones de protección (llamándoselas *binzas*) de las nuevas bases foliares recién formadas que, a su vez, acumularán los productos fotosintéticos producidos en la parte aérea. De este modo, se reconstituirá el bulbo y la planta podrá afrontar la nueva estación desfavorable. En muchos casos, pueden brotar algunas yemas axilares ubicadas en el disco o platillo y así pueden formarse "bulbos hijos" que multiplican la planta.

Algunos bulbos tienen gran importancia económica, como la cebolla (*Allium cepa*), el ajo (*Allium sativum*), el puerro (*Allium porrum*), el tulipán (*Tulipa gesneriana*) y muchas otras especies hortícolas y florales. Algunas plantas bulbosas pueden resultar malezas bastante molestas o difíciles de erradicar, como la lágrima de la virgen (*Nothoscordum inodorum*).

Ciertas plantas como las frutillas (*Fragaria*), la gramilla (*Cynodon dactylon*), violeta (*Viola odorata*), etc., poseen *estolones* (fig. 109 *j*), que son brotes basales con entrenudos muy largos y que corren arrastrándose, produciendo raíces y brotes en los nudos. Por la muerte del entrenudo se pueden independizar de la planta madre y así se multiplican vegetativamente muchas especies estoloníferas. Esta multiplicación, siendo asexual, se emplea mucho en plantas hortícolas para propagar variedades de frutillas y otras especies cultivadas.

Además de los tallos modificados mencionados, algunos aéreos reciben nombres especiales según sus características. El tallo principal de los árboles se llama *tronco* y puede alcanzar gran altura y grosor. Algunas especies de *Sequoia* y *Eucalyptus* pueden pasar de los 100 m de altura. Los baobab del Africa (*Adansonia digitata*) pueden tener más de 7 m de diámetro. También el ombú (*Phytolacca dioica*) puede alcanzar gran diámetro al ser cultivado, aunque cuando crece en su hábitat normal de la selva de Misiones y selvas en galería de los ríos Paraná y Uruguay posee un tronco esbelto y muy distinto al que se suele ver.

Los tallos de las *gramíneas* se llaman *cañas*, y pueden ser macizas o huecas. Algunas *cañas* de ciertas especies de bambúes pueden medir entre 20 y 30 m y alcanzar un diámetro de más de 15 cm.

Las *palmeras*, muchas *cicadáceas* y algunos helechos arborescentes poseen troncos más o menos rectos que, generalmente, no se ramifican, recibiendo por ello el nombre de *estípite* (lat.: *stipes*: tronco, rama o vara).

Las *raíces tuberosas* son, como su nombre lo indica, raíces engrosadas que acumulan sustancias de reserva. En general se trata de raíces adventicias y, muchas veces, se las llama impropiamente tubérculos radicales. Algunas pueden tener gran importancia económica, como la batata (*Ipomoea batatas*) o la mandioca (*Manihot*). También poseen estas raíces algunas especies ornamentales, como la dalia (*Dahlia pinnata*). De ésta se suele decir vulgarmente que posee "papas", pero no se las debe confundir con los tubérculos ya que no poseen yemas y, cuando se quiere multiplicar la planta, es preciso que cada fragmento de raíz lleve un trozo de tallo que tenga por lo menos una yema.

Otras raíces engrosadas son las *napiformes* (en forma de nabo), que tienen origen embrional (se forman a partir de la radícula) y son pivotantes. Algunas

tienen gran importancia económica, como la zanahoria (*Daucus carota*) (fig. 109 *k*), los nabos (*Brassica*), la achicoria de raíz (*Cichorium intybus*), el salsifí (*Tragopogon porrifolius*), la remolacha azucarera (*Beta vulgaris*), etcétera.

Algunas raíces tienen la posibilidad de emitir yemas adventicias y se las llama entonces *raíces gemíferas*. Estas raíces, o sus trozos, pueden emplearse para multiplicar ciertas especies, como la batata (*Ipomoea batatas*), el álamo blanco (*Populus alba*) y muchas otras especies forestales y ornamentales. Para multiplicar la batata, se colocan las raíces en cajoneras o almácigos templados, cubriéndolas con tierra, con lo cual emiten yemas que producen vástagos aéreos que, separados de la raíz madre (plantines) y plantados en surcos, permiten reiniciar el cultivo.

Algunas malezas con raíces gemíferas son especialmente molestas, ya que las labores culturales (aradas, rastreos) diseminan los fragmentos de raíces difundiendo la plaga, como, entre otras, el sunchillo (*Wedelia glauca*), la mostacilla (*Diplotaxis tenuifolia*), etcétera.

Clasificaciones etológicas de las plantas

En relación con todas estas adaptaciones del cuerpo de la planta, así como de su longevidad, se propusieron clasificaciones *etológicas* (gr.: *etos*: costumbre, hábito) muy útiles en los estudios ecológicos. Una de las más conocidas se debe a Raunkjaer, quien tuvo en cuenta la duración de la vida del vástago y la posición y tipo de protección de las yemas persistentes durante la época desfavorable al crecimiento.

En su expresión más sencilla, las formas etológicas de Raunkjaer son las siguientes:

Fanerófitos

Son aquellos vegetales en que las yemas perdurantes están a considerable altura con respecto del suelo. Se incluyen en este grupo a los árboles, arbustos, muchas plantas trepadoras, epífitos y hierbas altas de los países cálidos. Esta división posee muchas subdivisiones según sean las alturas de los vegetales, las características de las yemas, la persistencia de las hojas, etcétera.

Caméfitos (gr.: *came*: junto al suelo)

En estas plantas las yemas perdurantes están cerca del suelo, a no más de 25 cm, y pueden quedar protegidas por un manto de nieve u hojarasca. Tienen forma de matas y se incluyen aquí a las plantas leñosas reptantes, muchas especies de montaña y las plantas en cojín.

Hemicriptófitos (gr.: *hemi*: a medias; *criptos*: escondido)

En este grupo se incluye a los vegetales en los que muere la parte aérea durante el período adverso y sus yemas de renuevo se ubican a ras del suelo. Como ejemplos se pueden citar a muchas *gramíneas* perennes y a las plantas en roseta, como el diente de león (*Taraxacum officinale*) y la frutilla (*Fragaria*).

Criptófitos

Son plantas que poseen las yemas de renuevo por debajo del nivel del suelo o bajo el agua. Son ejemplos de esta división las especies con rizomas, bulbos, tubérculos, etcétera.

Terófitos (gr.: *teros*: verano, época favorable al crecimiento de las plantas)

Son las plantas anuales que completan todo su ciclo vital en el período favorable al crecimiento y que pasan la época adversa como semilla o en estado embrional. Gran parte de las plantas cultivadas son buenos ejemplos de esta división: cereales, oleaginosas, muchas especies hortícolas y ornamentales, etcétera.

Plantas trepadoras

Las plantas trepadoras son aquellas que, no pudiendo mantenerse erguidas por sí mismas, se valen de distintos recursos para ganar altura. De esta manera, pueden alcanzar las regiones bien iluminadas sin el gasto de materiales que supone la elaboración de gruesos troncos. Estas plantas pueden trepar apoyándose en otras, o en rocas, muros u otros soportes inertes. Los medios empleados para ello son variados: ganchos o aguijones, como en el rosal (*Rosa*) o frambueso (*Rubus*); pelos adherentes, como en la maleza conocida como pega-pega (*Galium aparine*) o en algunas especies *leguminosas* del género *Desmodium*; espinas como en la Santa Rita (*Bougainvillea spectabilis*); raíces adventicias, como en la hiedra (*Hedera helix*), muchas *aráceas* y *orquídeas* epífitas, etcétera.

También hay muchas plantas que trepan por medio de zarcillos, que pueden ser caulinares, como en la vid (*Vitis*) o el mburucuyá (*Passiflora coerulea*), o foliares, como en la arveja (*Pisum sativum*) y las vicias forrajeras (*Vicia*). A veces, los entrenudos largos de algunas plantas pueden actuar como un zarcillo, como se observa en el taco de reina (*Tropaeolum majus*), y también pueden hacer lo propio los peciólulos del cabello de ángel (*Clematis*) o los foliólulos de *Fumaria*, maleza anual de importancia secundaria.

Algunas plantas pueden trepar enroscando sus tallos al soporte y se llaman por ello *volubles* (lat.: *volubilis*: que se vuelve o gira), como los porotos

(*Phaseolus vulgaris*) o la correhuela (*Convolvulus arvensis*). A las plantas con esta característica se las conoce vulgarmente como "enredaderas".

Plantas epífitas

Las plantas epífitas son aquellas que viven sobre otras plantas pero sin parasitarlas, ya que el hospedante sólo le presta soporte y pueden, en ciertos casos, vivir sobre rocas u otros objetos. Si el término "epífito" se aplica en sentido amplio, cabría incluir en este grupo a las plantas parásitas y hemiparásitas que también se apoyan y se nutren, total o parcialmente, del hospedante. Para aclarar el concepto, podría decirse que todos los parásitos y hemiparásitos son epífitos, pero no todos los epífitos son parásitos. El clavel del aire (*Tillandsia aeranthos*) es una epífita no parásita, ya que también puede vivir sobre un poste o suspendida de un alambre. Por otra parte, la cuscuta (*Cuscuta*) es una epífita y parásita de la alfalfa, ya que no sólo la usa como soporte sino que, por carecer de clorofila, obtiene todos sus nutrimentos del hospedante.

El epifitismo es muy notable en las selvas húmedas templadas y cálidas donde, muchas veces, los grandes tallos de los árboles se ven totalmente cubiertos por las epífitas. Entre las epífitas pueden hallarse representantes de los más variados grupos taxonómicos: algas, hongos, líquenes, musgos, helechos, etc., entre las criptógamas y también especies de *angiospermas* pertenecientes a numerosas familias: *orquídeas, bromeliáceas, cactáceas, aráceas*, etcétera.

Algunas plantas (*hemiepífitas*) comienzan su vida como epífitas pero terminan por arraigar en el suelo al echar largas raíces. En la selva de Misiones crece el higuerón o agarrapalo (*Ficus monckii*) que comienza su vida como epífito pero luego arraiga en el suelo y termina estrangulando a la planta hospedante.

Las semillas de los epífitos se instalan en las oquedades o resquebrajaduras de los tallos y pueden ser transportadas hasta allí por el viento (*orquídeas*, clavel del aire), o por vía endozoica, ya que al ingerir sus frutos los pájaros u otros animales (murciélagos, monos, etc.) las semillas atraviesan intactas el tubo digestivo y caen sobre los árboles con las deyecciones. Estos ejemplos son muy frecuentes en las selvas húmedas, como ya se expresó.

Muchas especies epífitas suelen tener estructuras adaptadas a la reserva de agua (tubérculos de las *orquídeas*, velamen radical de éstas y otras plantas, etc.), poseen gruesas cutículas y se comportan, por lo tanto, como xerófitas. Algunas especies de la familia de las *bromeliáceas* tienen grandes rosetas de hojas muy apretadas en cuyas axilas se almacena agua líquida (*Vriessia, Tillandsia, Nidularium*, etc.) formando verdaderos aljibes y poseen pelos foliares adaptados para permitir la absorción del agua.

Plantas parásitas

Entre todas las plantas *parásitas* las de mayor importancia económica son, sin duda, los *hongos fitopatógenos*, productores de royas, carbones, tizones, etc., que causan gravísimos daños a los cultivos. Son pocas las *fanerógamas* parásitas y, entre las más importantes, se destaca la cuscuta de la alfalfa, ya citada. Cuando germina una semilla de cuscuta su radícula muere prontamente y el ápice del talluelo crece describiendo círculos. Si no encuentra a una planta de alfalfa, va muriendo su parte posterior y, a expensas de las reservas, sigue creciendo la parte delantera hasta que, eventualmente, encuentre a su hospedante. Una vez en contacto con él emite un haustorio que llega hasta el floema y entonces comienza su vida parasitaria. Las semillas de cuscuta y de alfalfa son muy parecidas y es dificultosa su separación. Nunca debe sembrarse la alfalfa sin tener la garantía de que sus semillas están libres de cuscuta. Cuando la plaga aparece en el cultivo, debe hacerse una larga rotación con cultivos no susceptibles hasta que el campo quede libre de semillas viables de cuscuta.

Sobre algunas *leguminosas* leñosas (*Adesmia*) suelen crecer algunas parásitas del género *Pilostyles*, cuyo cuerpo adquiere un aspecto similar al del micelio de un hongo que invade los tejidos vivos del hospedante. La presencia de este parásito sólo se puede detectar macroscópicamente cuando aparecen sus diminutas flores, totalmente distintas a las normales del hospedante.

El trigo (*Triticum*) puede ser atacado por el macachín (*Arjona tuberosa*), fanerógama parásita que se instala sobre sus raíces, pero los daños que produce son menores y no constituye una plaga importante. La planta es rizomatosa y produce tubérculos pequeños, blancos y comestibles. Estos tubérculos, juntamente con las semillas, contribuyen a difundir la plaga. El macachín parece ser muy sensible a los herbicidas.

Hemiparásitas

Los hemiparásitos son plantas que pueden hacer fotosíntesis, de manera que solamente toman del hospedante el agua y las sales minerales (savia bruta). En cierto sentido, se los debe considerar como parcialmente parásitos. Se incluyen en este grupo algunas especies de las familias de las *lorantáceas, santaláceas, escrofulariáceas*, etcétera. En Argentina son comunes distintas especies de *Psittacanthus*, que crecen sobre diferentes hospedantes, a veces en algunos frutales cultivados. Se las conoce con el nombre vulgar de "liga" o "corpus" y algunas poseen una bella floración. En los bosques andinopatagónicos puede encontrarse *Phrygilanthus tetrandus*, común sobre *Berberis* y otras plantas, y conocida con el nombre vulgar de quintral.

Plantas carnívoras[1]

Son especies que crecen en suelos pobres en nitrógeno o desprovistos de este elemento y, por lo tanto, presentan adaptaciones en sus hojas para atrapar pequeños animales (artrópodos) y aprovechar así sus proteínas, hidrolizándolas hasta obtener el nitrógeno que falta en el suelo.

En Argentina crecen pequeñas especies de *Drosera* en Entre Ríos, Tierra del Fuego, etcétera. Sus hojas están provistas de delicados pelos pegajosos y, por lo tanto, actúan como los papeles caza-moscas.

En las lagunas de agua dulce de la provincia de Buenos Aires y en algunos bajos inundables del Río de la Plata crecen especies de *Utricularia*, de vistosas flores amarillas que, en sus hojas sumergidas poseen pequeñas vejigas huecas del tamaño de una cabeza de alfiler. Cuando un pequeño animalito acuático toca unos pelos ubicados en la boca de estas trampas, se abre bruscamente una tapita abisagrada y la presa es arrastrada al interior de la vejiga por una súbita corriente de agua, cerrándose la trampa de inmediato.

Otros géneros exóticos, como *Nephentes, Sarracenia, Darlingtonia*, etc., poseen trampas que funcionan según otros principios mecánicos.

Bibliografía adicional sugerida

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2º ed., Labor. Barcelona – Buenos Aires, pp. 190-196, 218-227, 250-256.

Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5º ed., Marín. Barcelona – Buenos Aires, pp. 138-158.

[1] Consúltese, además, G. Dawson (1965): Las plantas carnívoras. EUDEBA (Libros del caminante). Buenos Aires.

X. FLOR

Definiciones

Aunque resulta difícil dar una definición que tenga en cuenta todas las múltiples variantes que puede presentar una flor, se puede considerar que se trata de un eje caulinar con apéndices laterales y, por lo tanto, decir que *la flor es un braquiblasto que lleva antofilos*. El extremo distal del braquiblasto, donde se insertan los antofilos, se llama *receptáculo* y es, por consiguiente, el órgano fundamental de la flor.

Los antofilos o piezas florales se pueden disponer sobre el receptáculo del mismo modo que los nomofilos, es decir, siguiendo la espiral fundamental, aunque con las espiras más apretadas. Esto puede observarse en las flores pertenecientes a grupos de plantas relativamente primitivas (algunas *magnoliáceas, ranunculáceas*, flores masculinas de las *coníferas*, etcétera). No obstante, en la mayoría de las *angiospermas* más evolucionadas, las distintas piezas que forman la flor se disponen en *ciclos* o *verticilos*. Se supone que el pasaje de la flor espiralada a la cíclica pudo haberse producido por un acortamiento diferencial de los entrenudos. Normalmente, en la mayoría de las flores hermafroditas, se observan cinco verticilos: el *cáliz*, formado por los *sépalos*; la *corola*, cuyas piezas se llaman *pétalos*, dos verticilos de *estambres*, que forman el *androceo* y un verticilo de *carpelos*, que forman el *gineceo*. Estas flores se llaman *completas*. Generalmente hay tres piezas florales en cada verticilo floral de las *monocotiledóneas*, en tanto que en las *dicotiledóneas* los números más frecuentes son cuatro o cinco (a veces dos). Existen varias excepciones a esta regla general. En muchas flores gamopétalas (ver más adelante), existen solamente cuatro ciclos florales, ya que aborta uno de los ciclos de estambres.

Los *sépalos*, que forman el *cáliz*, suelen ser de color verde y sirven para proteger a las demás piezas cuando la flor está en capullo. Pueden estar libres entre sí (cáliz *dialisépalo*) o unidos unos con otros (cáliz *gamosépalo*).

Los *pétalos*, que integran la *corola*, suelen ser de colores vivos, distintos del verde, y sirven fundamentalmente para atraer a los polinizadores, aunque también cumplen funciones de protección. Como en el caso del cáliz, la corola puede presentar los pétalos libres entre sí (corola *dialipétala*) o unidos (corola *gamopétala*).

El cáliz y la corola forman el *perianto* y, cuando sus piezas tienen forma y colores diferentes, se dice que la flor es *heteroclamídea* (gr.: *heteros*:

distinto; *clamidos*: vestido). A veces, como ocurre en muchas flores y especialmente en las de *monocotiledóneas*, la forma y colorido de las piezas de los dos verticilos externos son semejantes. En este caso, la flor será *homoclamídea* (gr.: *homo*: análogo; parecido, igual) y sus piezas se llaman *tépalos*. También existen casos en los que pueden faltar uno o ambos verticilos periánticos. En el primero la flor se denomina *monoclamídea* (gr.: *monos*: solo, único) y se deduce que el verticilo faltante es la corola. El único verticilo periántico puede ser verde o de color distinto del verde, es decir, puede tener aspecto corolino. Cuando faltan ambos verticilos periánticos, la flor es *desnuda, aperiantada* o *aclamídea*.

Con respecto a las piezas florales fértiles, puede decirse que el *androceo*

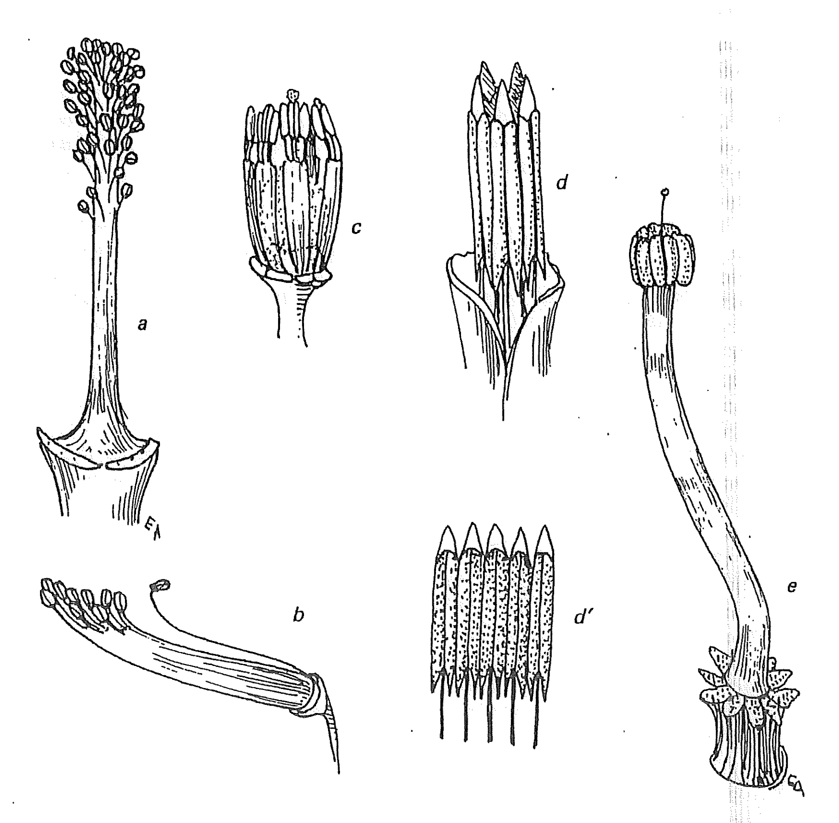


Figura 110. Morfología del androceo. *a*: monadelfo (*Hibiscus*); *b*: diadelfo (*leguminosa papilionoidea*); *c*: poliadelfo (*Citrus*); *d, d'*: sinantéreo (*compuestas*); *e*: sinfiandro (*Chorisia*).

está formado por *estambres* (lat.: *stamen*: hilo). Cada estambre consta de una parte estéril, el *filamento*, que lo une al receptáculo, y otra parte fértil, la *antera*, donde se formarán los *granos de polen*. El número de estambres es variable; desde uno a numerosos. Si hay menos estambres que piezas florales en cada uno de los verticilos periánticos, se dice que la flor es *meyostémona* (gr.: *meios*: disminuido). Cuando el número es el mismo se llama *isostémona* (gr.: *isos*: igual); si los estambres doblan el número de antofilos de cada verticilo periántico, la flor será *diplostémona* (gr.: *diplos*: doble) y si son más del doble, *polistémona* (gr.: *polis*: numerosos, muchos).

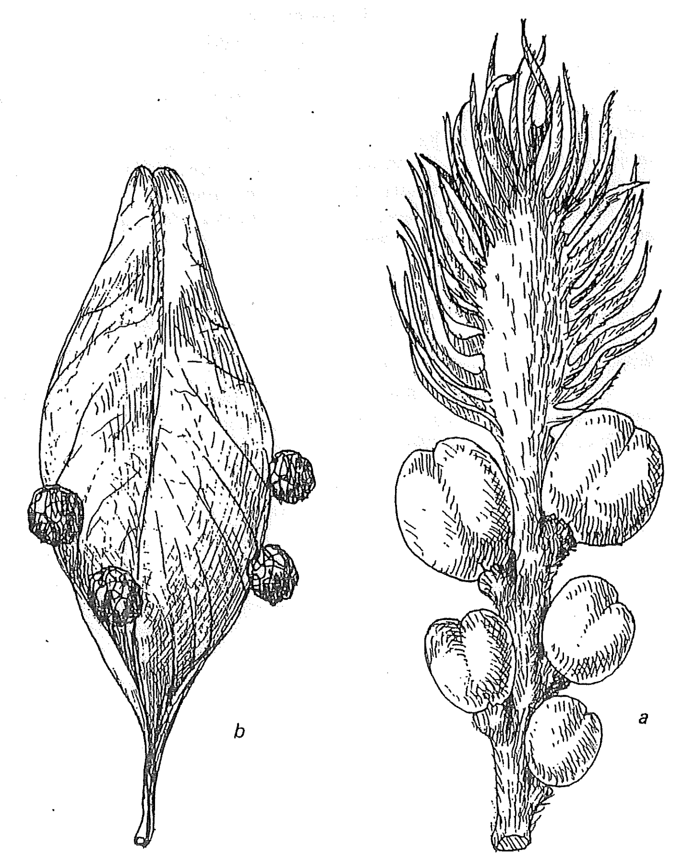


Figura 111. Hojas carpelares. *a*: de gimnospermas (*Cycas revoluta*); *b*: de angiospermas (*Firmiana simplex*).

Los estambres pueden presentarse libres entre sí o unidos de manera diversa; cuando se unen por los filamentos formando un solo cuerpo, el androceo se llama *monadelfo* (gr. *monos*: único; *adelfos*: hermanados) (fig. 110 *a*). Si se unen formando dos grupos, *diadelfo* (fig. 110 *b*), y si forman varios grupos, *poliadelfo* (fig. 110 *c*). Cuando los estambres se hallan unidos por las anteras, permaneciendo libres los filamentos, el androceo es *sinantéreo* (fig. 110 *d*) y si la fusión ocurre por los filamentos y por las anteras, formando todos los estambres un solo cuerpo, el androceo es *sinfiandro* (gr.: *sinfis*: concrecer) (fig. 110 *e*). En muchas flores, en especial gamopétalas, los estambres parecen estar insertos sobre los pétalos (estambres *epicorolinos*), ya que se fusionan parcialmente los filamentos y la base de los pétalos.

En algunos casos los estambres son estériles (*estaminodios*) y entonces pueden cumplir funciones de atracción, como si fueran pétalos, o producir néctar.

El androceo puede faltar, como en las flores femeninas o neutras.

El *gineceo* está formado por las *hojas carpelares* o *carpelos*, sobre los cuales se producirán los *óvulos* o *primordios seminales* que contendrán a los gametos femeninos.

El gineceo puede estar formado por una o varias hojas carpelares (fig. 111, *a, b*), libres o unidas entre sí. Cuando hay un carpelo único o varios libres entre sí se dice que el gineceo es *dialicarpelar*. Si hay dos o más carpelos más

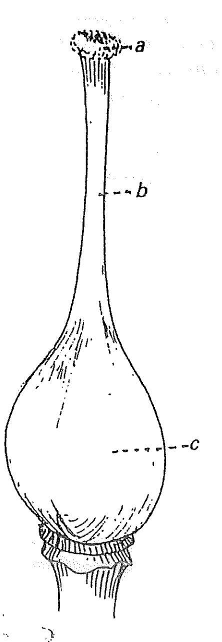


Figura 112. Vista exterior de un gineceo. Referencias: *a*, estigma; *b*, estilo; *c*, ovario.

o menos unidos entre sí, el gineceo se denomina *gamocarpelar*.

En el gineceo (antiguamente llamado también *pistilo* (lat.: *pistillum*: mano del mortero) se pueden reconocer distintas regiones (fig. 112): el *ovario*, que es una cavidad que encierra a los óvulos, y una parte estéril donde se distingue el *estilo*, más o menos largo y que sirve como una columnita para proyectar el *estigma*, generalmente papiloso, donde se depositarán los granos de polen, los cuales serán retenidos por la secreción del líquido estigmático. El gineceo puede carecer de estilo y el estigma se dispone directamente sobre el ovario (*estigma sésil*).

En los carpelos pueden reconocerse tres nervios principales: dos recorren los bordes de la hoja carpelar y junto a ellos nacen los óvulos: *nervios placentarios*. El nervio central del carpelo, homólogo al medio de los nomofilos, es el *nervio carpelar*. Los *óvulos*, cuya estructura se verá más adelante, servirán para originar las *semillas*, llamándose también por este motivo *primordios seminales*, y aparecen como protuberancias globosas en los bordes de las hojas carpelares.

Placentación

La *placentación* es la disposición de las placentas en el ovario. Por lo general, en los ovarios formados por un solo carpelo o por varios carpelos libres entre sí, la placentación es *marginal*, ya que las placentas se disponen en los bordes o márgenes del carpelo (fig. 113 *a*).

Cuando el ovario está formado por dos o más hojas carpelares unidas entre sí, la placentación será *parietal* (fig. 113 *b*) si los carpelos forman un solo *lóculo* o cavidad y los óvulos se disponen sobre las placentas en las paredes del ovario. Cuando los carpelos forman dos o más lóculos, los nervios placentarios se ubican hacia el centro del ovario y la placentación se llama *axial* (fig. 113 *c*). Si existen varios carpelos unidos formando un solo lóculo, pero los nervios placentarios se reúnen en un haz que se dispone en el centro del ovario, la placentación se llama *central* (fig. 113 *d*). Cuando los óvulos se ubican en el fondo de la cavidad ovárica, la placentación es *basal* (fig. 113 *e*), y si se hallan en el ápice será *apical* (fig. 113 *f*).

En algunos casos, como ocurre en las amapolas (*Papaver*) el gineceo es pluricarpelar y unilocular, pero las placentas se desarrollan hacia el interior de la cavidad ovárica, extendidas como finas laminitas sobre las que se ubican los óvulos. A esta disposición se la conoce como placentación *laminal*[1] siendo, en este caso, una variación de la placentación *parietal*.

Como en el caso del androceo, el gineceo puede faltar o estar atrofiado, como en las flores masculinas o neutras.

---

[1] En el sentido dado al término por Gola (citado por Font Quer, *Diccionario de botánica*, pág. 842).

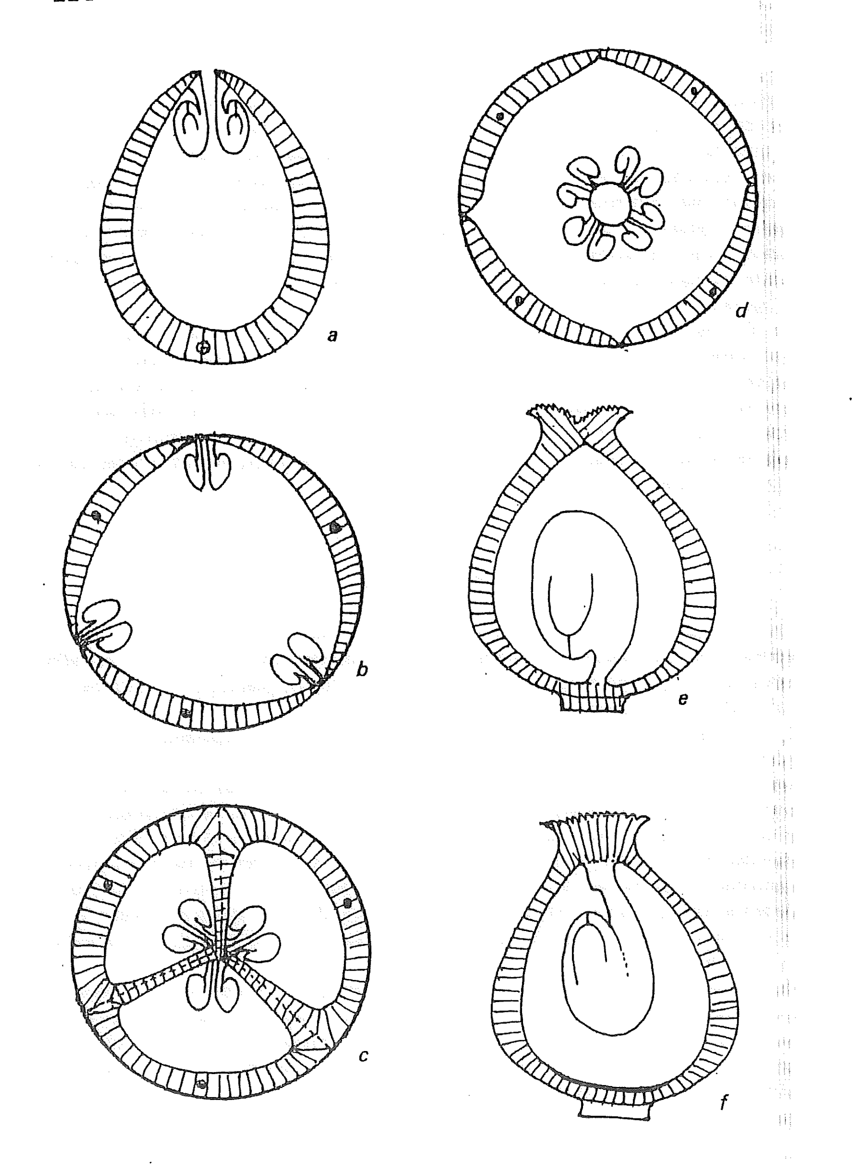


Figura 113. Placentación. *a*: marginal; *b*: parietal; *c*: axial; *d*: central; *e*: basal; *f*: apical. Los cortes *a, b, c* y *d* son transversales y el *e* y *f* son longitudinales.

Posición del ovario

Las relaciones de posición que guarda el gineceo con el receptáculo y las demás piezas florales dan origen a distintos tipos de flores: cuando el receptáculo es convexo, el gineceo se ubica por encima del lugar de inserción de los demás antofilos y se dice entonces que la flor es *hipógina*, ya que las piezas florales se hallan por debajo del ovario que, de este modo resulta *súpero* (fig. 114 *a*). También es frecuente que el extremo del receptáculo adopte forma cóncava, alojando al ovario, que se suelda con él, y disponiéndose los demás antofilos por encima del ovario (fig. 114 *b*). Se dice entonces que la flor es *epígina* y el ovario *ínfero*. A veces el receptáculo es cupuliforme, formando una cavidad más o menos profunda donde se ubica el ovario, pero sin que las hojas carpelares se suelden con él. Cuando se observa esta disposición, la flor se llama *perígina* y el ovario resulta *medio* (fig. 114 *c, c'*).

La interpretación del ovario ínfero se discutirá brevemente al tratar el tema de la vascularización de la flor.

Simetría floral

Se dice que en un objeto existe *simetría* cuando tiene por lo menos un plano de simetría que lo divide en dos partes tales que una sea la imagen especular de la otra.

En muchas flores, sobre todo en las adaptadas a la polinización por ciertos insectos y pájaros, se puede advertir un solo plano de simetría (conejito: *Antirrhinum majus*; jacarandá: *Jacaranda mimosifolia*; romero: *Rosmarinus officinalis*, etc.) siendo llamadas *zigomorfas*, y su simetría es *bilateral*. Cuando se puede advertir que hay más de un plano de simetría (rosal: *Rosa*; tomate: *Lycopersicum esculentum*; junquillo: *Narcissum tazetta*; etc.) las flores se llaman *actinomorfas* y poseen simetría *radiada*. En algunas flores no es posible hallar simetría (achiras: *Canna*) siendo, por lo tanto, *asimétricas* o *irregulares* (fig. 115, *a, b, c*).

Prefloración

La disposición relativa de los antofilos, sobre todo los correspondientes al cáliz y a la corola, dentro del capullo, se conoce como *prefloración*, siendo ésta un caso particular de la prefoliación, ya estudiada (pág. 183). Como en los estudios sistemáticos la prefloración tiene un valor diagnóstico, se exponen los tipos más comunes que pueden presentarse. El caso más simple es aquél en que los sépalos o los pétalos se disponen tocándose apenas por sus bordes (fig. 116 *a*), llamándose entonces prefloración *valvar*. Cuando cada hoja cubre con su borde a la inmediata y queda cubierta por la precedente, la prefloración es *contorta* o *torcida* (fig. 116 *b*). Cuando las piezas florales se disponen

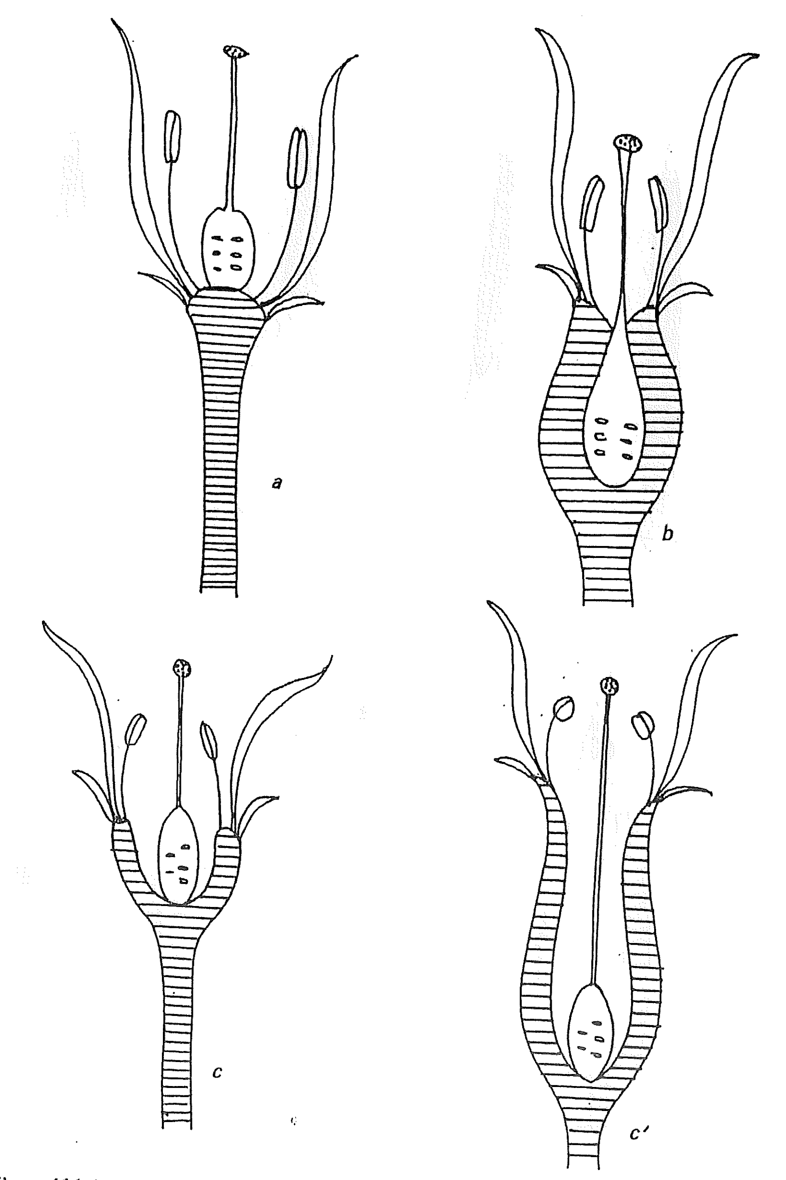


Figura 114. Tipos de flores en relación con la posición del ovario. (Rayado: receptáculo y pedúnculo). *a*: flor hipógina (ovario súpero); *b*: flor epígina (ovario ínfero); *c*, *c'*: flores períginas (ovario medio).

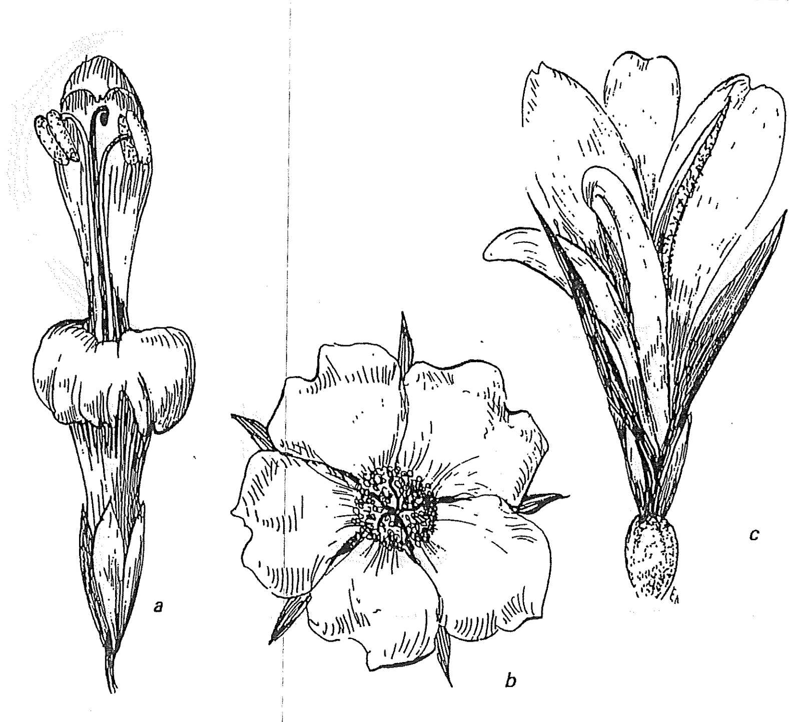


Figura 115. Simetría floral. *a*: bilateral (flor zigomorfa); *b*: radiada (flor actinomorfa); *c*: flor asimétrica o irregular.

como las tejas de un tejado, habiendo una de ellas que cubre con sus bordes a las vecinas, la disposición se llama *imbricada* (fig. 116 *c*).

Se conocen variantes de los casos sencillos aquí expuestos, así como diversas acepciones para estos términos y que pueden diferir de las citadas.

Origen foliar de los órganos florales

Generalmente se acepta que las piezas florales son hojas modificadas. El cáliz pudo originarse por la incorporación a la flor de hipsofilos o brácteas, tal como puede observarse comparando distintas especies de anémonas (*Anemone*) en las que puede advertirse cómo las brácteas se acercan al receptáculo terminando, en algunas especies, por incorporarse a la flor. La corola se explicaría mejor por la transformación de algunos estambres en estaminodios. En las especies de nenúfares (*Nymphaea*) o en el irupé (*Victoria cruziana*)

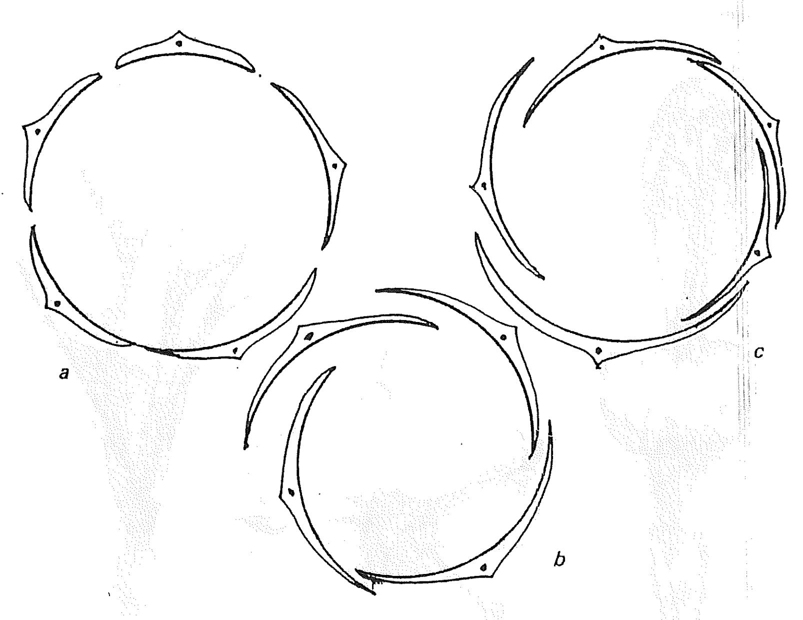


Figura 116. Prefloración. *a*: valvar; *b*: contorta o torcida; *c*: imbricada.

pueden verse todas las formas de transición entre los estambres típicos y los pétalos (fig. 117). El fenómeno es también común en muchas flores dobles (rosa: *Rosa*, algunas especies de *Prunus*, etc.) donde pueden observarse pétalos que aún conservan caracteres estaminales, tal como restos de anteras.

El origen foliar de los carpelos parece algo más difícil de explicar ya que estas hojas están profundamente modificadas. No obstante, el estudio de su formación a partir del meristema es en un todo similar al de los nomofilos. En algunas plantas (*Firmiana simplex, Cycas revoluta*) el parecido de las hojas carpelares con los nomofilos es muy notable (fig. 111 *a, b*) y, aparentemente, no deja dudas acerca de su origen.

Anatomía de la flor

Como consecuencia de cambios producidos por causas fisiológicas (condición genética, estado de nutrición, edad, etc.) o climáticas (temperaturas adecuadas, longitud del día, etc.), llega un momento en que los meristemas apicales sufren modificaciones que conducen a la aparición de las flores o inflorescencias. En muchas especies se puede observar un aplanamiento en la

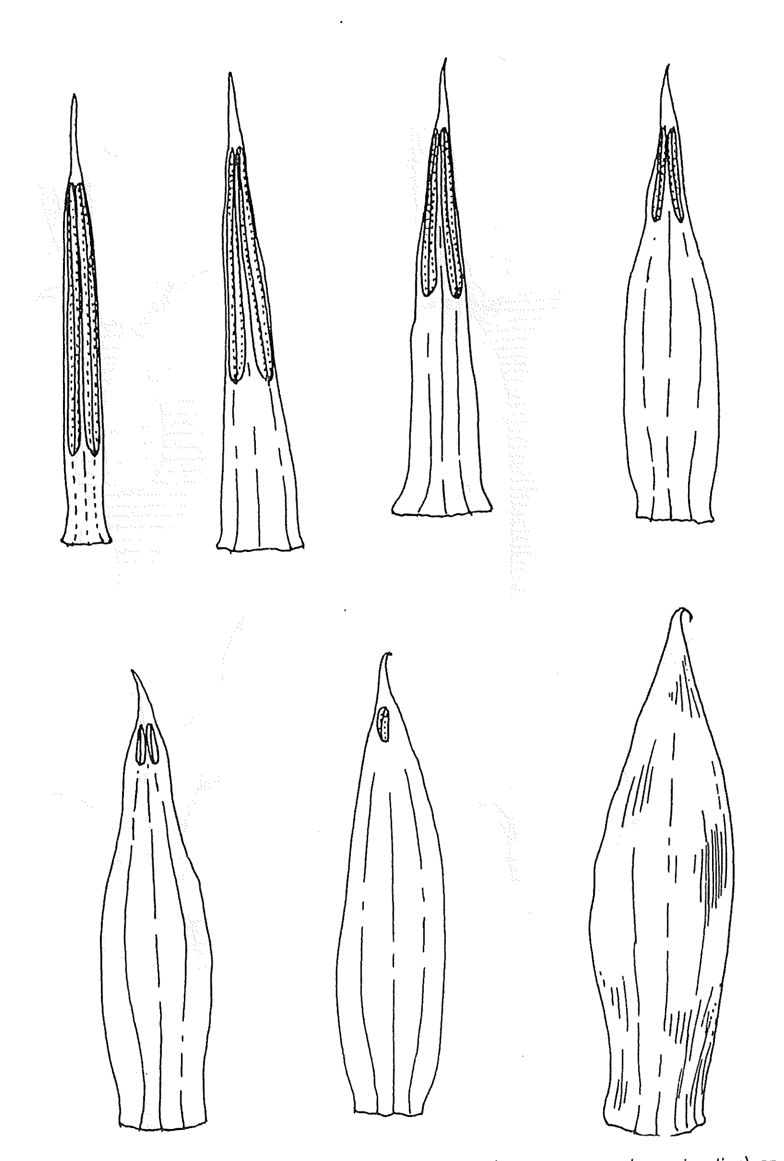


Figura 117. Formas de transición entre los estambres y los pétalos (estaminodios) en el irupé (*Victoria cruziana*).

región del meristema apical, y éste es el primer indicio del comienzo de la diferenciación floral.

A diferencia de lo que ocurre con los nomofilos, la aparición de los antofilos puede seguir caminos diversos: acrópeta, basípeta o irregular. En algunas especies, la formación de los pétalos puede iniciarse bastante después que la de los estambres. La de los carpelos es también variable. En el gineceo dialicarpelar se originan independientemente, pero en el gamocarpelar la fusión puede ser posterior a su formación, o aparecer unidos desde el principio, en forma congénita.

Vascularización de las flores

Como se puede deducir fácilmente, la vascularización del pedicelo o el pedúnculo es muy parecida a la del tallo madre respectivo, pero al llegar a la región receptacular la estela presenta un ensanchamiento en su base y luego se va haciendo más angosta hacia el ápice del braquiblasto. Al mismo tiempo, van apareciendo las trazas foliares que penetran en los distintos antofilos. Estas trazas pueden producirse siguiendo la espiral fundamental o aparecer en distintos ciclos, según sea la disposición de los antofilos sobre el eje.

Por lo general, los sépalos poseen tantas trazas foliares como los nomofilos de la misma planta. Los pétalos pueden tener una sola traza foliar, como ocurre en muchas *dicotiledóneas*, o tres o más, como en las *monocotiledóneas* y otros grupos. Los estambres poseen generalmente una, aunque también pueden ser tres, como en algunas especies de las *ranales, musáceas*, etcétera. Ya se dijo que los carpelos tienen tres nervios principales (que corresponden a ambos nervios carpelares y al dorsal), pero hay casos en que pueden ser uno, cinco o más. En los carpelos los nervios pueden ramificarse de manera diversa. El nervio que penetra en cada uno de los óvulos se origina como una rama de los nervios marginales o placentarios y penetra hasta la región de la chalaza (ver: estructura del óvulo).

Como consecuencia de los procesos de cohesión y adnación de las piezas florales entre sí, y también del aborto de algunas de ellas, pueden ocurrir fusiones entre hacecillos vecinos y este hecho tornaría dificultosa la interpretación anatómica de algunas flores. En la figura 118 *a* se dan ejemplos de supresión de hacecillos en algunos carpelos y en la figura 118 *b* se muestra la posibilidad de fusión de hacecillos en estambres epicorolinos.

El ovario ínfero

Parece evidente que la posición ínfera del ovario de muchas flores contribuye a ofrecer una protección adicional a la región carpelar que formará el fruto y que contendrá a las semillas. Si bien es cierto que se propusieron varias explicaciones sobre el origen probable del ovario ínfero, para reducir el

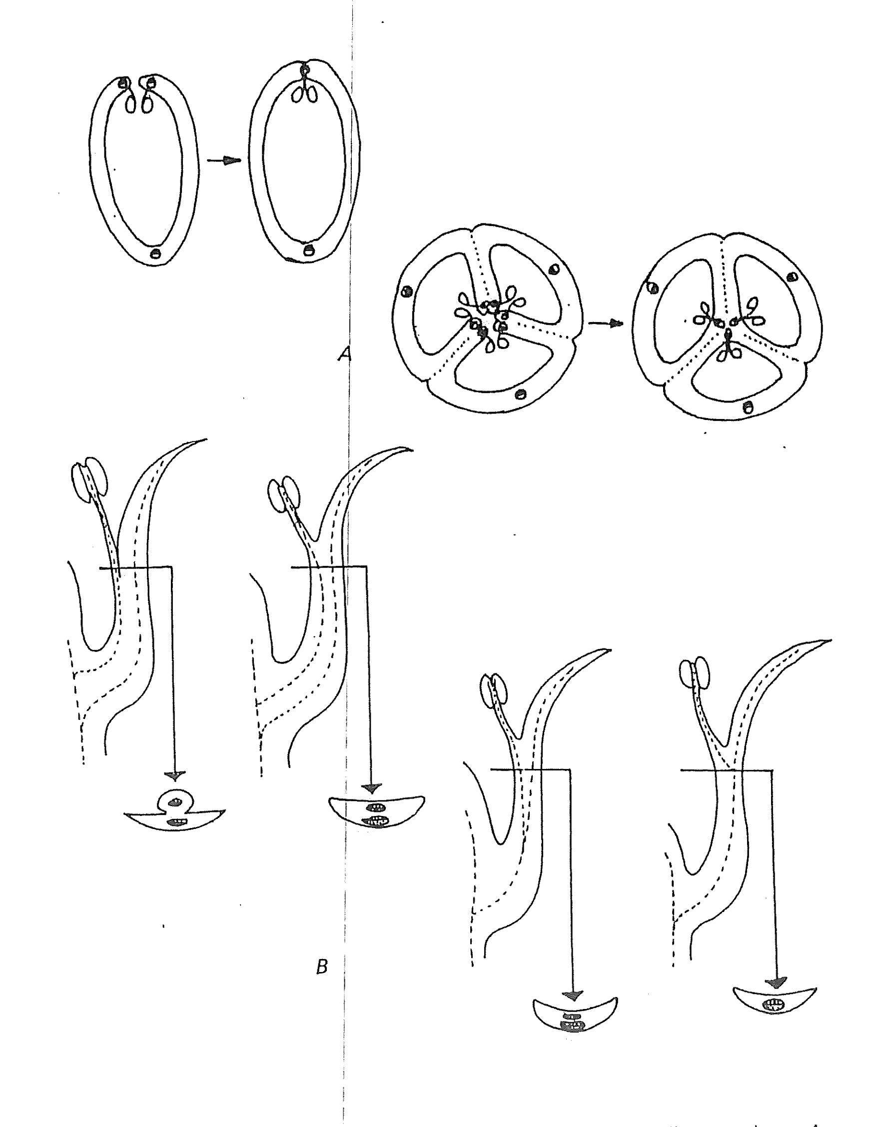


Figura 118. Ejemplos de la posible supresión y fusión de hacecillos vasculares. *A*: supresión de haces en ovarios. *B*: fusión de haces en estambres epicorolinos; las flechas señalan el aspecto de un corte transversal hecho a la altura indicada en las figuras.

problema a sus términos más sencillos se expondrán resumidamente las dos teorías principales sobre el tema:

Según la *teoría apendicular*, la envoltura que cubre el ovario se origina en la adnación y fusión de los antofilos (sépalos, pétalos, estambres), que rodean al ovario y que terminan soldándose con él. Esto significa que la envoltura que rodea al ovario está formada por la unión de las partes basales de estas piezas, cuyos extremos distales pueden quedar libres.

Para la *teoría axial*, esta envoltura es de origen caulinar y se ha producido por el acopamiento más o menos profundo de la porción distal del receptáculo que, de este modo, aloja al ovario, con el cual se suelda.

Para establecer cuándo se puede aplicar una u otra interpretación a un caso particular, debe recurrirse al estudio de la vascularización de la flor, para lo cual se hacen cortes transversales seriados, que permiten estudiar la disposición espacial de los hacecillos, o también diafanizar el material, aclarando los diversos tejidos de una flor intacta hasta volverla casi transparente, y tiñendo luego los elementos de conducción con colorantes específicos.

En la figura 119 *a* se representa una flor de ovario ínfero con las características explicadas para la teoría apendicular, en tanto que en la figura 119 *b*, se ha hecho lo propio para un caso en que se aplica la teoría axial. Obsérvese que en esta última, los hacecillos conductores sufren una inversión a partir del sitio en que se desprenden las trazas foliares que inervan a los sépalos, pétalos y estambres. Estos hacecillos "invertidos" son los que penetrarán en los carpelos por la base de éstos. En un corte transversal ecuatorial se podrán observar los hacecillos, cuyos xilemas se encuentran enfrentados, probando así el origen caulinar de la envoltura. Como puede observarse en las figuras, esto no ocurre en el caso del origen foliar (apendicular) de la cubierta que rodea al ovario.

Entre estas situaciones extremas pueden observarse ejemplos de casos intermedios (fig. 119 *c*) en los cuales parte de la cubierta es de origen receptacular y parte foliar.

En las *santaláceas* y otras familias, el origen de la envoltura es axial, y, al menos en parte, es apendicular en muchas flores pertenecientes a la familia de las *rosáceas*.

Estas discusiones fueron de mucha utilidad para interpretar los caracteres evolutivos en algunos grupos de plantas. El ovario ínfero se considera como un carácter avanzado con respecto al súpero, pero, no obstante, puede presentarse en grupos taxonómicos relativamente primitivos, aunque en estos casos la envoltura del ovario suele ser de origen apendicular. Resulta entonces claro que la teoría axial se aplica a los casos que suponen una mayor complejidad evolutiva.

Aparte de las técnicas mencionadas para establecer una u otra posibilidad, los estudios se deben completar con los de morfología externa y ontogenia de las respectivas flores.

Para los fines prácticos requeridos para determinar las especies mediante el uso de claves en los cursos de botánica sistemática, no importa mayormente

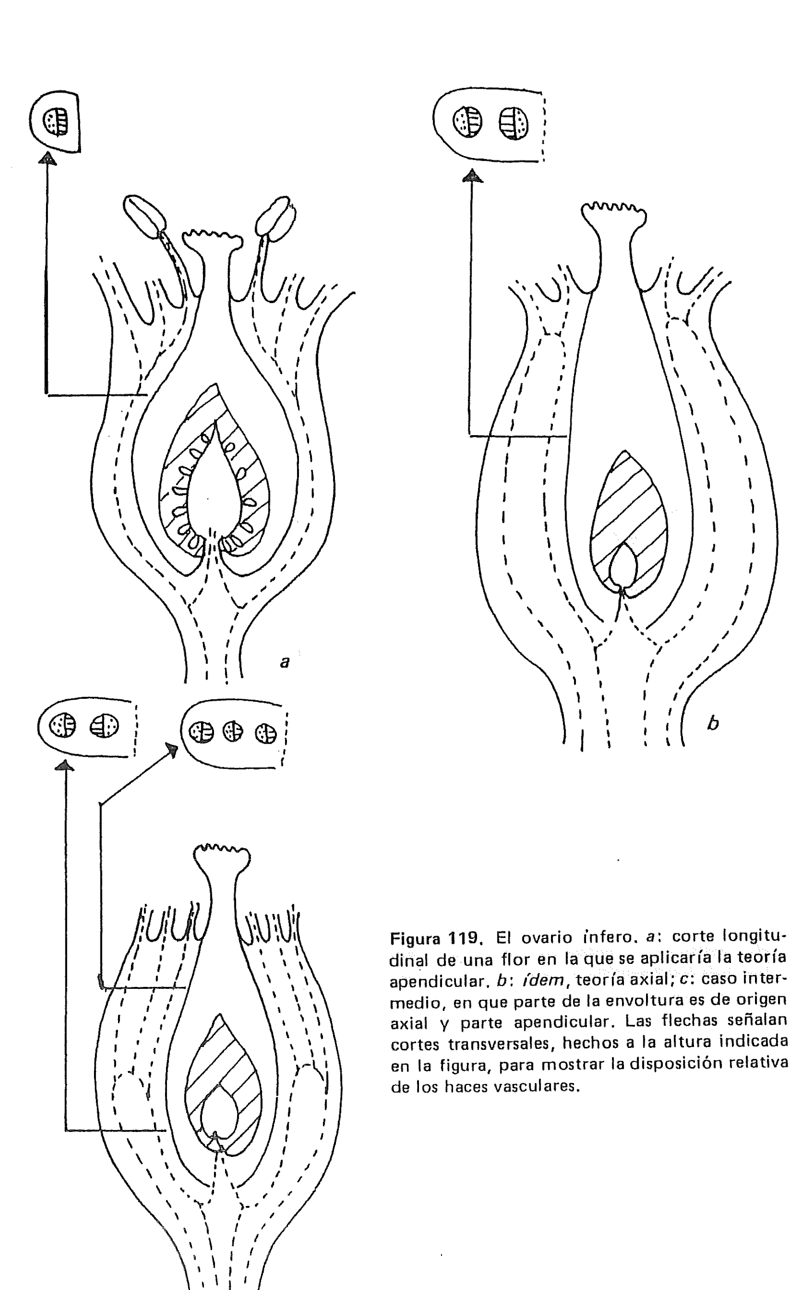


Figura 119. El ovario ínfero. *a*: corte longitudinal de una flor en la que se aplicaría la teoría apendicular. *b*: *ídem*, teoría axial; *c*: caso intermedio, en que parte de la envoltura es de origen axial y parte apendicular. Las flechas señalan cortes transversales, hechos a la altura indicada en la figura, para mostrar la disposición relativa de los haces vasculares.

establecer las diferencias descritas, y sólo se tendrán en cuenta la posición relativa de los antofilos y el grado de soldadura del "receptáculo" con el ovario. Para verificar este último carácter son muy útiles los cortes longitudinales de las flores.

Aparte de las consideraciones efectuadas, merece recordarse que también suelen ocurrir fusiones de algunas brácteas con las piezas florales o el receptáculo, como ocurre en los nogales (*Juglans*) lo que hace aún más difícil la interpretación.

En algunas flores que no poseen corola, suelen observarse vestigios de las trazas foliares que corresponderían a los pétalos y lo mismo puede ocurrir en aquellas que carecen de estambres o carpelos.

También es frecuente que en las flores pertenecientes a especies muy evolucionadas o en flores reducidas se produzca una simplificación extrema del sistema vascular.

Histología de los sépalos y pétalos

Por lo general, la organización anatómica de estos antofilos es más sencilla que la de los nomofilos. El sistema vascular está menos desarrollado y carece de esclerénquima, lo que es explicable dado el carácter generalmente efímero de estas piezas. El mesófilo no está diferenciado en parénquima en empalizada y lagunoso, como ocurre en la mayoría de las hojas normales.

En las piezas periánticas, sobre todo en los pétalos, es frecuente la presencia de pigmentos, liposolubles o hidrosolubles (carotenoides o antocianas), que les confieren vivos colores y que sirven para atraer a los polinizadores. La naturaleza de estos pigmentos, así como su localización, será examinada al tratar el tema de biología floral. También son frecuentes estructuras anatómicas especiales (*osmóforos*) encargadas de producir los distintos olores que caracterizan a las flores.

Las paredes de las células epidérmicas son delgadas y, generalmente, poco cutinizadas. Las paredes anticlinales suelen ser onduladas y las exteriores pueden tener papilas o protuberancias (pensamiento: *Viola tricolor*) que actúan dispersando la luz y otorgando a algunas flores su aspecto aterciopelado. También son frecuentes los tricomas.

Generalmente se encuentran pocos estomas, que no son funcionales.

Androceo

En el estambre, el *filamento*, como su nombre lo indica, es comúnmente filiforme, pero puede llevar apéndices, como ocurre en el laurel (*Laurus nobilis*), espuelas, pelos, etc., o estar más o menos dilatado, siendo petaloideo, y contribuyendo a la vistosidad de la flor. Rara vez puede faltar o ser muy corto (*Magnolia*).

La **antera** puede tener aspecto variable pero, por lo general, es fusiforme, alargada, de colores vivos (amarillo, rojo, etc.) y en un corte transversal tiene el aspecto representado en la figura 120 *a*, donde pueden observarse los *sacos polínicos*. Normalmente existen cuatro sacos polínicos reunidos en dos pares. Los componentes de cada par suelen confluir poco antes de la dehiscencia de la antera, en el momento en que ésta dejar salir los granos de polen. La antera se divide, así, en dos *tecas* fértiles separadas por un tejido estéril: el *conectivo*. Algunos estambres poseen una sola teca (*malváceas*) y, por lo tanto, sólo dos

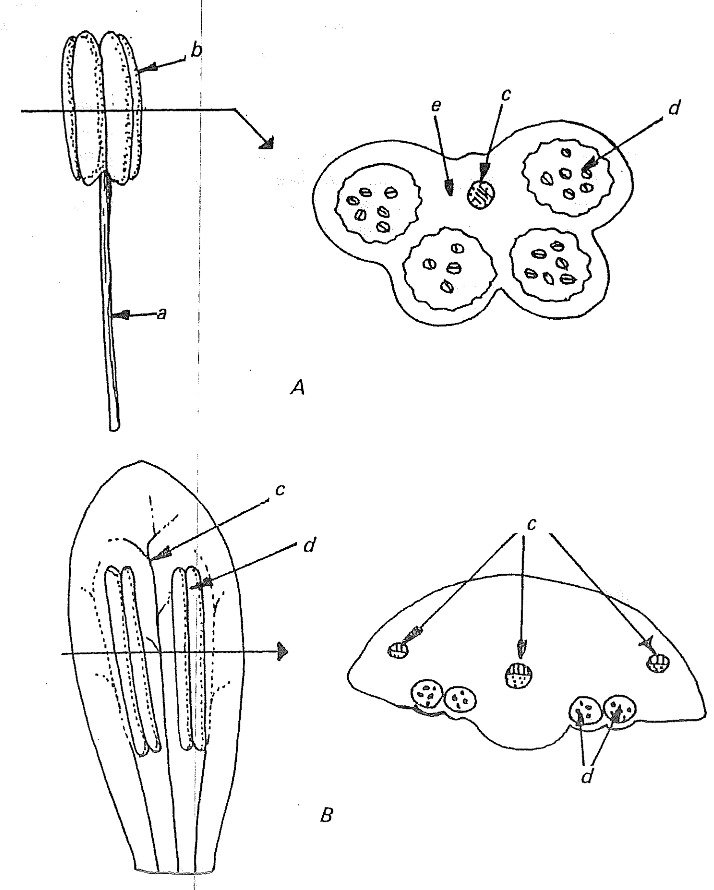


Figura 120. Estambres. *A*: de una planta avanzada; *B*: de una planta perteneciente a un género más primitivo (*Degeneria*). Referencias: *a*, filamento; *b*, antera; *c*, haz conductor; *d*, sacos polínicos; *e*, conectivo.

sacos polínicos. El conectivo es de naturaleza parenquimática y es atravesado generalmente por un hacecillo conductor, que puede ser anficribal (concéntrico). La antera puede insertarse en el filamento por su base (*antera basifija*), como ocurre en los lirios (*Iris*), o por el dorso (*antera dorsifija*), como en las *gramíneas*.

Cuando la antera está madura se produce su apertura o dehiscencia, para dejar salir a los granos de polen, y esto puede ocurrir de varias maneras. Por lo general es *longitudinal* y, en este caso, la dehiscencia puede presentarse hacia la parte exterior (*extrorsa*) o interior (*introrsa*), con respecto al eje floral. También puede abrirse por pequeños orificios apicales (dehiscencia *poricida*) como en la papa (*Solanum tuberosum*) o las azaleas (*Rhododendron*), o por pequeñas tapitas que se levantan (dehiscencia *valvar*), como en los calafates (*Berberis*) o el laurel (*Laurus nobilis*).

La longitud de los estambres es variable: a veces quedan incluidos en el perianto (*inclusos*) o puede suceder que sobresalgan (estambres *exertos*). Este hecho guarda relación con el tipo de polinización de las flores.

Si bien en cada flor los estambres tienen longitud semejante, puede ocurrir que algunos sean más largos que otros. Así, en las *crucíferas* (repollo: *Brassica oleracea*, etc.) que poseen seis estambres, cuatro son más largos que los otros dos y se llaman *tetradínamos* (gr.: *tetra*: cuatro; *dynamos*: fuerza) (fig. 121 *a*). En muchas *labiadas* (cretona: *Coleus blumei*; lavanda: *Lavandula*) son *didínamos*, dos largos y dos más cortos (fig. 121 *b*).

Rara vez los estambres se sueldan con los estilos y estigmas (*orquídeas*) formando un *ginostemo* con aspecto columnar.

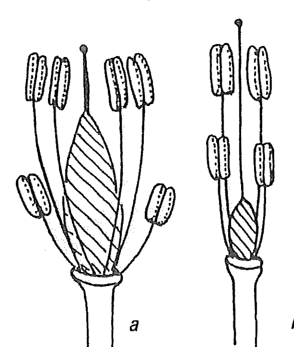


Figura 121. Androceos con estambres de longitudes desiguales. *a*: tetradínamos (*crucíferas*); *b*: didínamos (*labiadas*).

Anatomía de la antera y formación de los granos de polen

Aunque la mayoría de los autores coincide en atribuir a los estambres un origen foliar, también se propuso que se los podría interpretar como *telomas*, es decir, representarían la extremidad de un vástago.

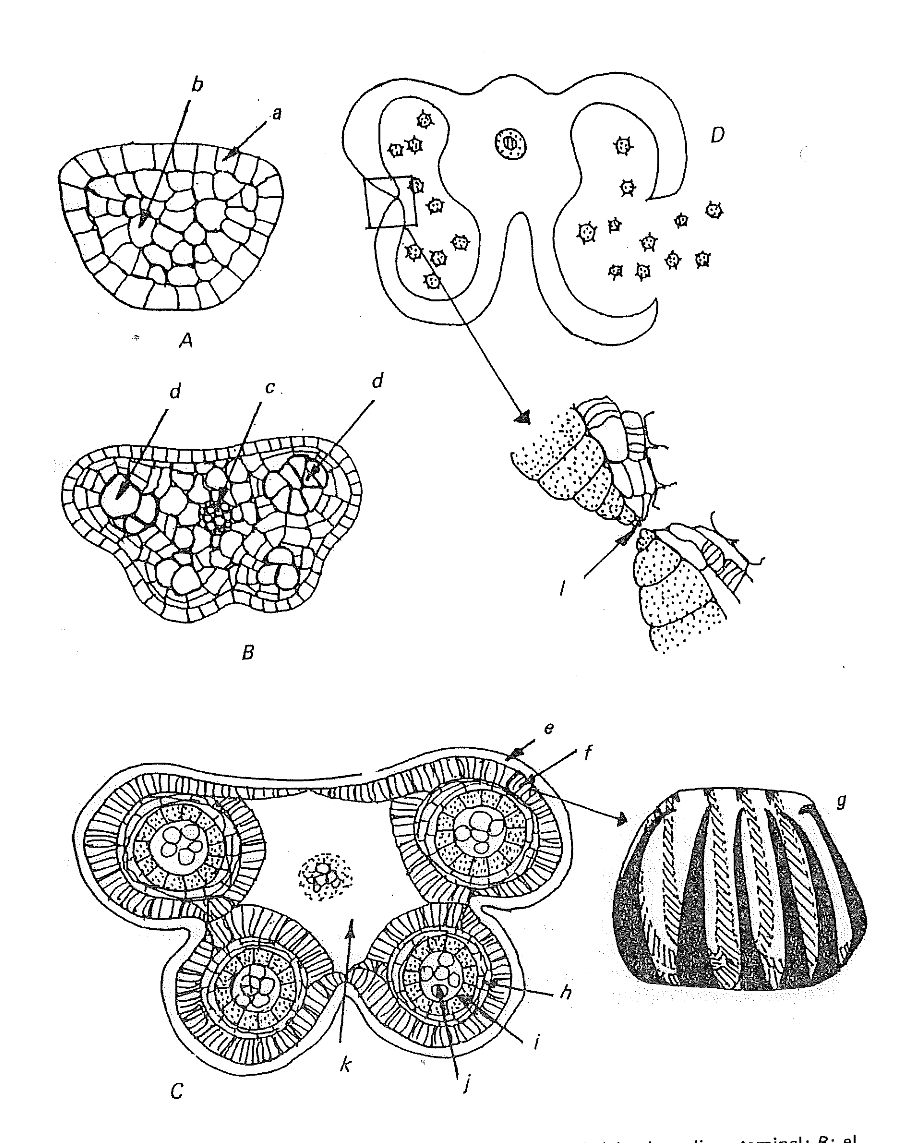


Figura 122. Anatomía de la antera. *A*: corte transversal del primordio estaminal; *B*: el mismo, más avanzado, mostrando tejidos en diferenciación; *C*: corte de la antera, próxima a su madurez; *D*: corte de una antera en el momento de la dehiscencia, mostrando un detalle del estomio. Referencias: *a*, dermatógeno; *b*, meristema fundamental; *c*, procámbium; *d*, tejido esporógeno; *e*, exotecio; *f*, endotecio; *g*, célula mecánica del endotecio mostrando los engrosamientos; *h*, estratos parietales; *i*, tapete; *j*, microsporocitos; *k*, conectivo; *l*, estomio.

La sección transversal de una antera perteneciente a una planta avanzada tiene el aspecto representado en la figura 120 *A*, en la que los sacos polínicos ocupan una posición marginal, pero en algunas especies más primitivas (*Degeneria*) éstos pueden ubicarse en otra posición (sacos polínicos *laminares*), como en la figura 120 *B*.

En un estadio temprano de la formación del estambre la antera consta solamente de un meristema fundamental, rodeado por un tejido epidérmico (fig. 122 *A*). El *tejido esporógeno*, del cual se formarán los granos de polen, se diferencia a partir de *células arquesporiales*, que se localizan en los ángulos de la antera en desarrollo, y que también originarán las *células parietales* que tapizarán los sacos polínicos (fig. 122 *B*).

Por divisiones mitóticas las células esporógenas darán origen a las *células madres del polen*, en tanto que las células parietales, además de formar las paredes de los sacos polínicos, originarán también el *tapete*, tejido cuya función será nutrir a los granos de polen en formación, y que se caracteriza por sus núcleos notables y por la facilidad con que toma los colorantes (fig. 122 *C*). Puede ocurrir que las células del tapete se vuelvan poliploides por endomitosis o que se transformen en cenocitos bi o plurinucleados. En muchas especies el tapete funciona como un tejido secretor sin que sus células pierdan su individualidad, en tanto que en otras las paredes celulares se desintegran, reuniéndose los protoplasmas que van a nutrir al polen en formación (tapete *ameboideo* o *periplasmodio*).

La capa más externa de las células parietales formará el *endotecio*, tejido mecánico ubicado inmediatamente por debajo de la epidermis (que en la antera se llama *exotecio*) y cuya función será la de producir la apertura de la antera, lo que permite que se liberen los granos de polen. El endotecio está formado por células con paredes desigualmente engrosadas (fig. 122 *C, g*) que, al deshidratarse, ejercen una fuerza que produce una rotura en la región llamada *estomio*, caracterizada por células epidérmicas de paredes delgadas en coincidencia con las líneas de dehiscencia de la antera (fig. 122 *D, l*). Los engrosamientos del endotecio son de *calosa*.

La capa intermedia del estrato parietal, ubicada entre el endotecio y el tapete, suele aplastarse y consumirse después de la maduración del polen, de modo que los sacos polínicos sólo quedan limitados exteriormente por el exotecio y el endotecio.

Microgametogénesis

Las células madre de los granos de polen originarán, por meyosis, cuatro *micrósporas* por cada célula, formándose una *tétrada*. En las *angiospermas*, cada una de las micrósporas sufrirá una mitosis, originando el *grano de polen* (fig. 123). En principio, éste estará formado por dos células. Una de ellas, la mayor, es la llamada *célula vegetativa*, y la más pequeña es la *célula generativa*, que producirá luego los gametos masculinos (ver más adelante: Fecundación).

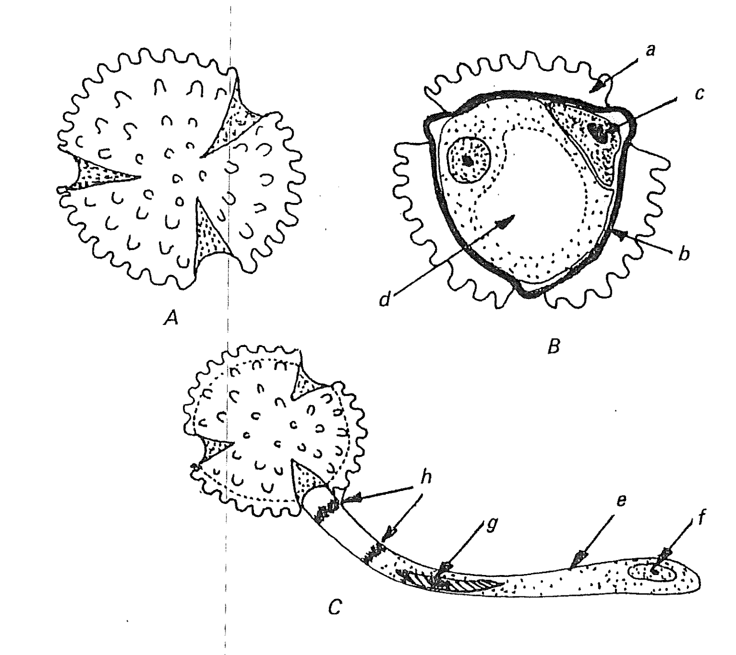


Figura 123. Grano de polen. *A*: vista exterior; *B*: corte del grano de polen; *C*: germinación del grano de polen. Referencias: *a*, exina; *b*, intina; *c*, célula generativa; *d*, célula vegetativa; *e*, tubo polínico; *f*, núcleo vegetativo; *g*, célula generativa; *h*, tapones de calosa.

Los granos de polen pueden tener formas variables (esféricas, elipsoidales, etcétera) y normalmente están protegidos por una capa externa constituida por varias subcapas, la *exina*, muy resistente y formada por sustancias terpenoides —*esporopolenina*— que protegen el contenido vivo del polen. En la superficie de la exina existen diversas esculturaciones, así como repliegues (*colpos*) donde la pared es más delgada, y también poros abiertos o con un pequeño tapón u opérculo. Más internamente, y adosada a la exina, hay una segunda capa, la *intina*, de naturaleza celulósica y péctica y cuya función será formar el tubo polínico que saldrá por los poros o colpos.

Las diversas formas de los granos de polen, sus distintas esculturaciones, el número de colpos o poros, etcétera, permiten identificar a las especies que los producen. Además, las características químicas de la exina hacen que el polen deje un claro registro fósil que resulta muy útil en estudios paleobotánicos, geológicos, etcétera. La presencia de ciertos pólenes fósiles sirve, en muchos casos, para identificar estratos geológicos que indican la existencia de yacimientos petrolíferos, por lo cual su conocimiento puede tener un alto interés práctico. La identificación de plantas alergógenas también puede hacerse por

las características morfológicas del polen que produce la afección. La ciencia que estudia al polen se llama *palinología*, e incluye también a las esporas de los *pteridófitos.*

Cuando los granos de polen se separan fácilmente unos de otros el polen tiene aspecto pulverulento, y esto es característico de muchas plantas polinizadas por el viento. En los pinos y otras *coníferas*, la producción de polen es tan grande que el fenómeno se conoce como "lluvia de azufre". En especies polinizadas por animales, los granos de polen suelen adherirse entre sí mediante un "cemento polínico" de aspecto aceitoso. También hay casos en que todo el contenido de polen de una teca se reúne en una sola masa, llamada *polinio* (*orquídeas*) y así es transportado por los polinizadores.

La composición química del polen es muy variable pero, en términos generales, puede considerarse que su valor nutritivo es equivalente al de muchas semillas. Numerosos insectos (escarabajos, abejas, etc.) comen el polen directamente o lo emplean para la alimentación de sus larvas ("pan de las abejas"). El análisis químico de algunas muestras de polen arroja estos resultados: proteínas: 7-26%; hidratos de carbono: 24-48%; grasas: 0,9-14%; agua: 7-16%; cenizas: 1-4%.

Gineceo

Como para el caso del androceo, se postularon varias hipótesis sobre el origen de los carpelos aunque, como se dijo, la más convincente es la que sostiene que estos órganos son homólogos a una hoja que lleva óvulos en sus márgenes. Algunos autores reconocen para ciertos carpelos un origen telomático y otros opinan que, en ciertos casos, las placentas y el carpelo tendrían origen independiente y, entonces, el ovario estaría formado por hojas estériles (los carpelos propiamente dichos) que llevan adosadas ramas fértiles epifilas que sostendrían a los óvulos.

En la mayoría de las angiospermas los bordes carpelares se vuelven involutos, soldándose entre sí o con los bordes de otros carpelos y, de este modo, los óvulos quedan alojados en el interior de la cavidad así formada (*lóculo*).

La posición marginal original de los óvulos también fue muy discutida y se cree que primitivamente aquéllos pudieron estar ubicados sobre la lámina carpelar (placentación *laminal*, como en las *hidrocaritáceas*). En los carpelos abiertos de algunas angiospermas que aún subsisten (especies de los géneros *Degeneria*, *Drimys*, *Cananga*, etcétera), los bordes carpelares son pilosos y constituyen la parte estigmática que retiene a los granos de polen, y los óvulos se insertan sobre la lámina carpelar (fig. 124). Se piensa que en el transcurso de la evolución estas superficies estigmáticas se desplazaron hacia la parte distal del carpelo para constituir el estigma y que se perdieron las "alas" marginales, ubicándose los óvulos sobre los bordes carpelares. La posterior unión de estos bordes, encerrando a los óvulos, habría originado el ovario típico de las plantas más avanzadas.

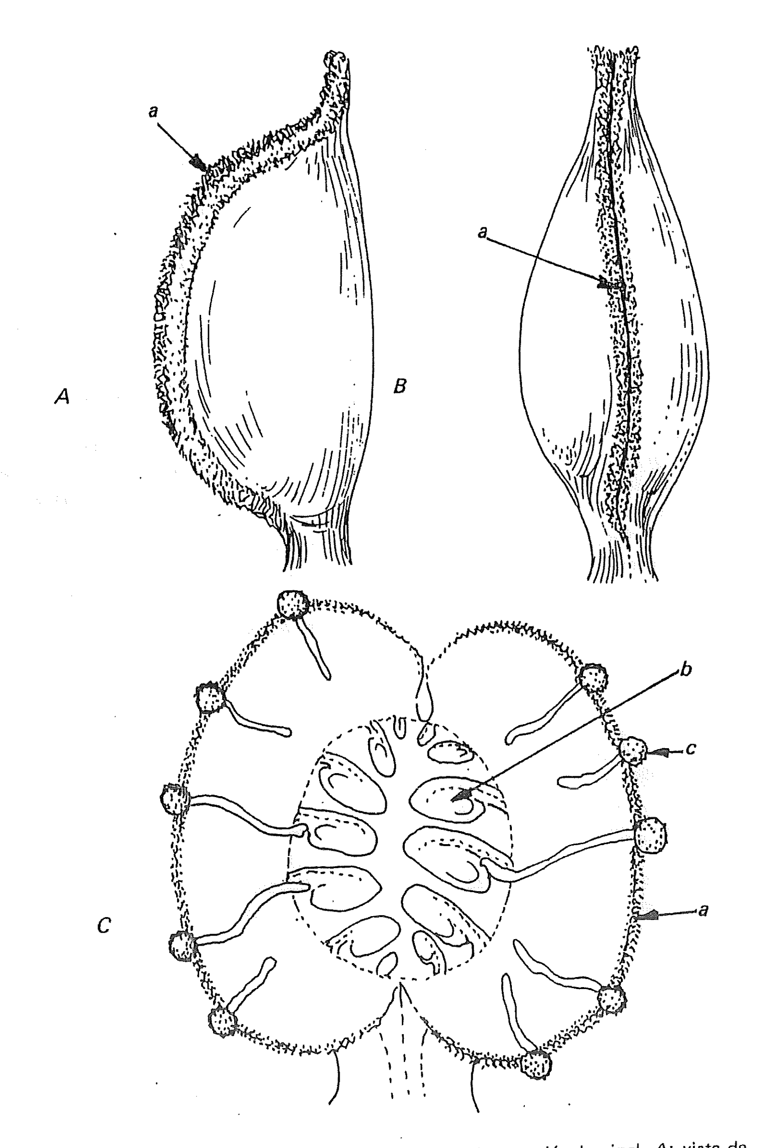


Figura 124. Esquema de una hoja carpelar primitiva con placentación laminal. *A*: vista de costado; *B*: la misma, de frente; *C*: la misma, abierta. Referencias: *a*, borde estigmático piloso; *b*, óvulos; *c*, granos de polen germinando.

Anatomía del carpelo

El *estigma*, que es la porción apical de las hojas carpelares, puede tener formas muy variadas y ser simple o dividido. En este último caso, puede tener tantas ramas como carpelos o un número mayor que éstos. El estigma está constituido por un tejido glandular, papiloso, que segrega una solución azucarada, pegajosa y con enzimas (*líquido estigmático*), que servirá para retener a los granos de polen, permitiendo, además, que germinen y produzcan el tubo polínico. A veces el estigma es piloso (poroto: *Phaseolus vulgaris*; amapola: *Papaver*) y estos pelos pueden ser largos y ramificados (*gramíneas*).

El *estilo* (gr.: *stylos*: columna), posee un tejido que facilita el crecimiento del tubo polínico (tejido *transmisor* o *conductor*) y contribuye a su nutrición. Las células del estilo son alargadas, y este órgano puede ser sólido o hueco. En este último caso puede poseer uno o más canales, en general en concordancia con el número de carpelos, y revestidos, aunque sea parcialmente, por un tejido similar al del estigma (tejido *estigmatoide*), que puede llegar hasta el pie del óvulo. También los estilos macizos poseen tejido estigmatoide en forma de cordones (fig. 125).

Normalmente, el estilo nace en la parte apical del ovario, aunque también puede hacerlo en forma lateral (higuera: *Ficus*), o salir aparentemente de la base del ovario (estilo *ginobásico*), como ocurre en muchas *labiadas* y *borragináceas*.

Puede existir un estilo único (*Citrus*) o haber tantos como carpelos, y más o menos libres desde el ovario (manzano: *Malus sylvestris*, etcétera). La

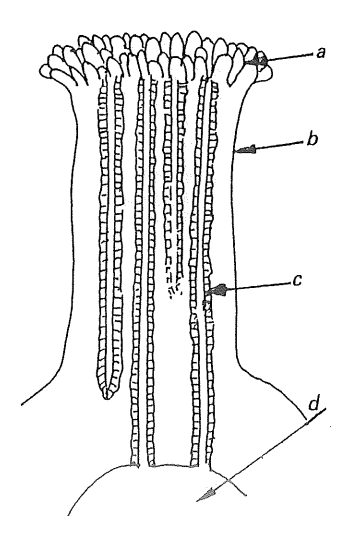


Figura 125. Corte longitudinal de un estilo mostrando el tejido estigmatoide. Referencias: *a*, estigma; *b*, estilo; *c*, tejido estigmatoide; *d*, lóculo del ovario.

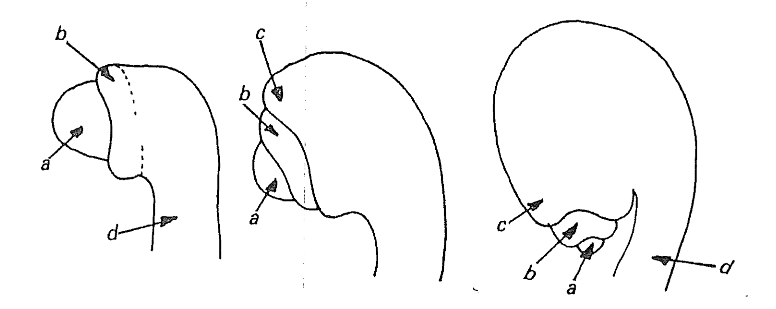


Figura 126. Formación de un óvulo. Referencias: *a*, nucelo; *b*, secundina; *c*, primina; *d*, funículo.

longitud del estilo es muy variable; en algunos casos puede medir varios centímetros (palo borracho: *Chorisia*) pero también puede resultar muy corto o faltar (estigma *sésil*) como en las amapolas, ya citadas.

Estructura del óvulo

En las angiospermas los óvulos se forman a partir del tejido placentario, de modo que comienzan a insinuarse como pequeños mamelones (fig. 126). El cuerpo del futuro óvulo constituirá el *nucelo* diploide, que debe ser considerado como un *megasporangio*, y en él se diferenciará la primera *célula esporógena*, que se caracteriza por su mayor tamaño, su núcleo más grande y citoplasma más denso que el resto de las células nucelares.

A partir de la protodermis se formará el tegumento interior o cubierta del óvulo, que protegerá al nucelo. Muchos óvulos poseen este único tegumento, pero otros poseen dos: la *primina* y la *secundina*. El futuro tegumento comienza a formarse a cierta distancia del nucelo y aparece como un rodete anular que, al crecer, va envolviendo el cuerpo nucelar hasta rodearlo completamente, pero dejando una abertura que constituirá la *micrópila*, por donde luego penetrará el tubo polínico.

Ambos tegumentos tienen desarrollo parecido y, finalmente, el cuerpo del futuro óvulo queda unido a la placenta por un pie más o menos largo, el *funículo*, que es recorrido por un haz vascular hasta la región de la *chalaza*.

Hay casos en que, a partir del funículo u otras regiones del óvulo, se forma un tercer tegumento, llamado *arilo*, que puede rodear al óvulo en forma total o parcial, como ocurre en el irupé (*Victoria cruziana*).

La morfología externa de los óvulos es muy variable, pero por las relaciones espaciales que guardan entre sí la micrópila, la chalaza y el funículo, se pueden reconocer tres formas principales (fig. 127). En el óvulo *ortótropo* (gr.: *ortos*: recto), considerado como más primitivo, las tres regiones se

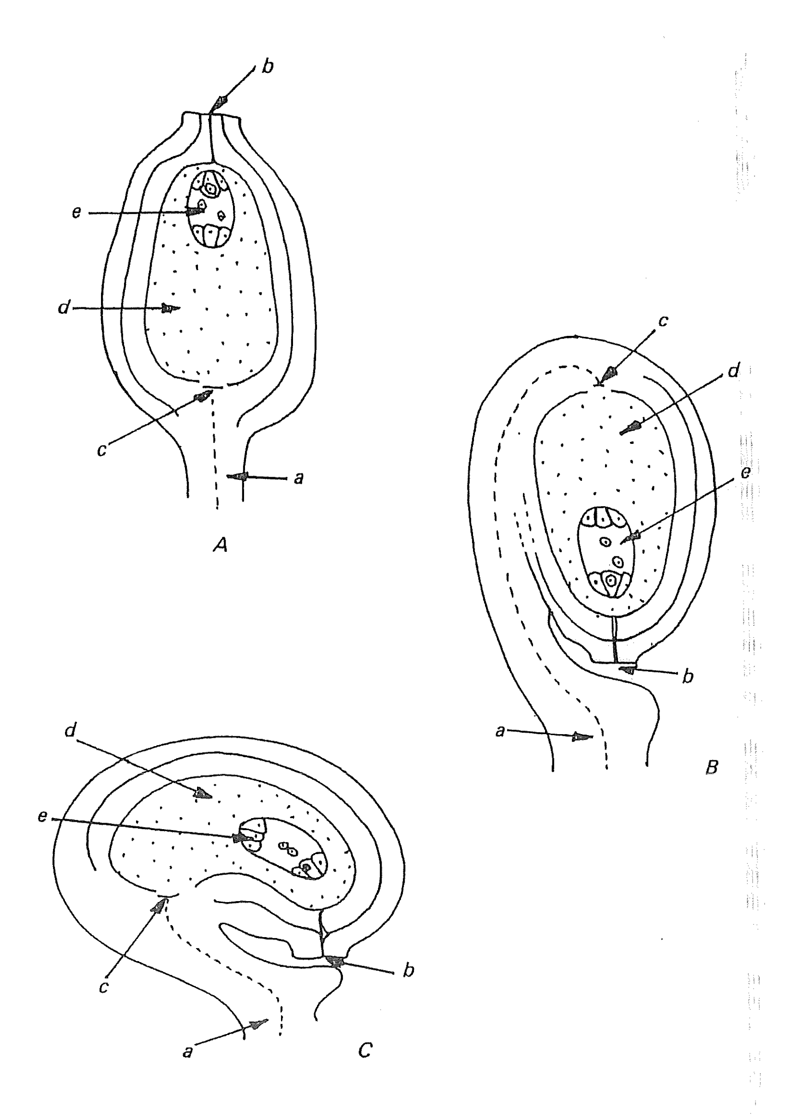


Figura 127. Tipos de óvulos. *A*: ortótropo; *B*: anátropo; *C*: campilótropo. Referencias: *a*, funículo; *b*, micrópila; *c*, chalaza; *d*, nucelo; *e*, saco embrionario.

ubican en línea recta. En el *anátropo* (gr.: *ana*: ascendente) el cuerpo del óvulo ha girado 180° sobre su base, de modo que la micrópila queda cerca de la placenta y el funículo se le suelda lateralmente. Cuando estos óvulos se transforman en semillas, el hacecillo que recorre el funículo y sus tejidos forman un resalto en la superficie seminal que se conoce con el nombre de *rafe*. Los óvulos anátropos son los más frecuentes. Finalmente, existen óvulos cuyo cuerpo se arquea, quedando próximas la chalaza y la micrópila. Estos se llaman *campilótropos* (gr.: *campilos*: curvo) y son frecuentes en la familia de las *leguminosas*. Además de estos tres tipos, existen formas intermedias que también reciben nombres especiales.

Megagametogénesis

Aunque en las angiospermas existen numerosas variantes para la formación del gametofito femenino, en la mayoría de los casos (85%) hay una sola *célula madre de la megáspora* que alcanza a desarrollarse. Esta aparece en el nucelo en posición subepidérmica y, muchas veces, se forman también varias células parietales más pequeñas que empujan a la célula madre hacia el centro del nucelo. Este fenómeno no ocurre siempre. En el segundo caso, el gametofito a formarse estará más o menos rodeado por el tejido nucelar (óvulos *crasinucelados*) pero si no es así el gametofito se hallará muy cerca de la micrópila (óvulos *tenuinucelados*). La célula madre diploide –que también puede llamarse *megasporocito*–, producirá por meyosis cuatro *megásporas* haploides. Tres de ellas degeneran y la que sobrevive se vuelve más grande y se divide mitóticamente dando ocho núcleos, también haploides, que constituyen un cenocito. De inmediato comienzan a aparecer paredes celulares que transforman a este cenocito en un tejido haploide constituido por siete células, una de las cuales resultará binucleada (fig. 128). Esta estructura, llamada *saco embrionario*, es el gametofito femenino o *protalo* y está formado por una célula, llamada *oósfera*, que constituye el gameto femenino y que, al ser fecundado, formará la *cigota*, origen del embrión. En la vecindad de la oósfera se hallan dos células (*sinérgidas*). En la parte opuesta a la región de la oósfera se diferencian tres células, llamadas *antípodas*, cuya función es dudosa, y hacia el centro se halla la célula binucleada cuyos núcleos, llamados *polares*, se fusionan para constituir el *núcleo secundario* diploide que, al unirse con el segundo anterozoide (ver: Fecundación) dará el núcleo triploide, origen del *endosperma*. Las *sinérgidas*, juntamente con la *oósfera*, constituyen el *aparato ovular*.

En los óvulos maduros el tamaño del nucelo varía según las especies y puede llegar a ser casi totalmente absorbido al formarse el saco embrionario, como ocurre en la mayoría de las *dicotiledóneas gamopétalas*. En otras especies el nucelo puede persistir y multiplicarse después de la fecundación, originando un tejido (*perisperma*) que almacenará sustancias de reserva para la semilla (*quenopodiáceas*, etcétera).

Por todo lo dicho, se deduce que la flor es una estructura esporofítica y

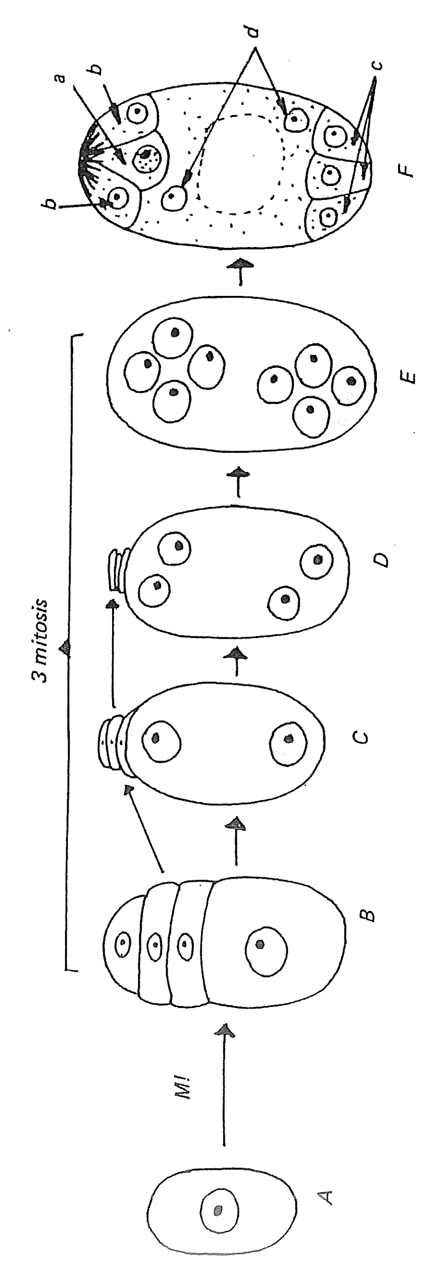


Figura 128. Formación del saco embrionario en una angiosperma. *A*: megasporocito; *B*: megásporas; *C*: tres de las megásporas degeneran y la cuarta se divide mitóticamente; *D*: segunda división mitótica; *E*: tercera división mitótica; *F*: saco embrionario (gametofito femenino) maduro después de la tabicación del cenocito. Referencias: *a*, oosfera; *b*, sinérgidas; *c*, antípodas; *d*, núcleos polares.

que, aunque sirva para las funciones sexuales, éstas se limitan a regiones precisas: los sacos polínicos son microsporangios y el nucelo es un macrosporangio.

Fecundación en las angiospermas

Puede decirse que el proceso que conduce a la fecundación en las angiospermas comienza con la llegada del grano de polen al estigma de la flor apropiada. Son muy variados los medios por los cuales se asegura la llegada del polen al estigma y el tema será tratado en el capítulo XI.

El polen, retenido por el líquido estigmático, inicia su germinación, apareciendo el tubo polínico, formado a partir de la intina y que, a manera de una hernia, sale por los poros germinativos o colpos (fig. 123 *C*). Ya se dijo que en el grano de polen existen típicamente dos células: la *vegetativa*, cuyo núcleo gobernará el crecimiento del tubo polínico, y otra muy pequeña, la *generativa*, que se dividirá para producir las *células espermáticas*, que serán las que actúen como *gametos*. Este fenómeno de división de la célula generativa ocurre comúnmente en el tubo polínico, pero algunos grupos de plantas poseen polen trinucleado, lo que significa que esta división ya sucede dentro del grano de polen (*compuestas, umbelíferas, gramíneas*, etcétera). Conviene hacer notar aquí la extrema reducción que ha alcanzado el gametofito masculino (parte haploide), limitado a un par de células.

El tubo polínico crece atravesando el estigma y el estilo, llevando en su extremidad al núcleo de la célula vegetativa seguido por el núcleo generativo (o por los gametos resultantes de su división).

A medida que el tubo polínico crece su parte posterior queda vacía y aparecen tapones que dan la reacción de la *calosa*, limitándose entonces el citoplasma y los núcleos a la porción apical del tubo. En los estilos huecos, el tubo polínico crece adosado a la pared del canal o puede penetrar entre las células del mismo. Si el estilo es macizo, el tubo polínico es conducido por entre las células de los cordones del tejido estigmatoide, para lo cual parece producir una enzima que puede disolver el cemento péctico. También suele ocurrir que las paredes celulares del estilo se hinchen y ablanden y entonces el tubo polínico ocupa el lugar de dichas paredes. Este fenómeno explicaría por qué no se produce un engrosamiento del estilo a pesar de atravesarlo numerosos tubos polínicos.

El crecimiento del tubo polínico continúa por el estilo, nutriéndose a expensas de sus tejidos, y dirigiéndose hacia el ovario. Luego continúa por las paredes del ovario hasta llegar a la micrópila, por donde penetrará al óvulo (*porogamia*) (fig. 129). También puede crecer por el mesófilo de la parte ovárica del carpelo y penetrar al óvulo por otra vía que no sea la micrópila (*aporogamia*). A veces puede penetrar por la chalaza (*chalazogamia*), como en las casuarinas (*Casuarina*); nogal (*Juglans*); abedul (*Betula*), etc., o aún por los tegumentos, en forma lateral, como en los olmos (*Ulmus*). Suele ocurrir que la

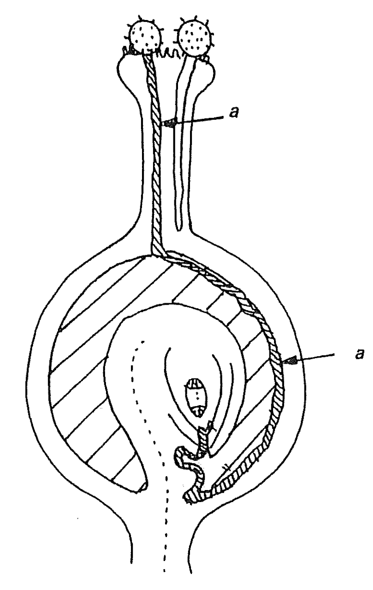


Figura 129. Corte longitudinal de un gineceo mostrando el recorrido de un tubo polínico (a).

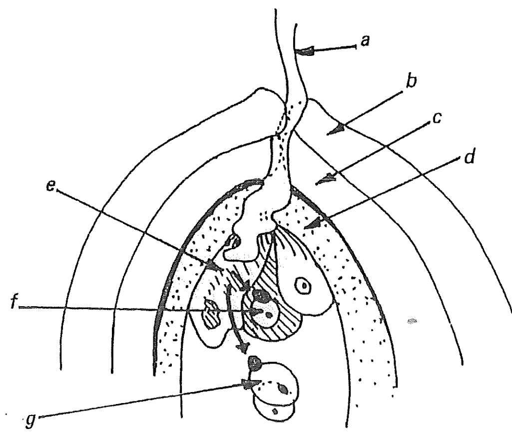


Figura 130. Corte longitudinal de un óvulo mostrando la llegada del tubo polínico al saco embrionario. Referencias: *a*, tubo polínico; *b*, primina; *c*, secundina; *d*, nucelo; *e*, sinérgida que recibió el extremo del tubo polínico; *f*, oosfera conjugándose con uno de los gametos (señalados con discos oscuros); *g*, núcleos polares fusionándose con el segundo gameto.

micrópila esté obstruida por un tejido parenquimático, llamado *obturador*, de origen variable (funicular, micropilar, placentario, etcétera) y cuya función es nutrir al tubo polínico y, sobre todo, guiarlo hacia la micrópila. El *obturador* desaparece durante la ontogenia de la semilla.

Cualquiera sea el camino seguido, el extremo del tubo polínico llega hasta el aparato ovular y entonces se desorganiza el núcleo vegetativo. El contenido del tubo, es decir, los gametos y parte de su citoplasma y orgánulos, se vuelcan en una de las sinérgidas. La sinérgida receptora se desorganiza y uno de los gametos se fusiona con la *oósfera* para dar la *cigota*, que luego producirá el embrión, y el otro se reúne con el *núcleo secundario* para dar la *célula madre del endosperma*, triploide (fig. 130).

El hecho más notable que ocurre en el proceso descrito es el de la *doble fecundación*, que sólo sucede en las *angiospermas*, y que es muy complejo en comparación con lo que acontece en todos los demás seres vivos. Este carácter de la doble fecundación permite separar nítidamente a las *angiospermas* de todos los demás grupos del reino vegetal.

Fecundación en las gimnospermas

Las *gimnospermas* actuales tienen flores unisexuales y, casi siempre, aperiantadas. Tomando como ejemplo a los pinos (*Pinus*) las flores masculinas están formadas por un eje alargado que soporta a numerosos estambres insertos de manera espiralada (fig. 131 *A*).

Las flores femeninas se reúnen en inflorescencias estrobiliformes y cada flor está formada por una escama (*escama ovulífera*) que soporta a dos óvulos y que se ubica en la axila de una hoja tectriz (*escama tectriz*). Estas hojas tectrices, que en los pinos quedan reducidas después de la fecundación y maduración de las semillas, también se disponen en forma espiralada. Los óvulos, como en todas las gimnospermas, sólo poseen un tegumento y se hallan más o menos expuestos, de modo que los granos de polen, transportados por el aire, se depositan en la micrópila o muy cerca de ella (fig. 131 *B*).

Microgametogénesis

La ontogenia de las micrósporas en las anteras de muchas *gimnospermas* sigue un camino similar al descrito para las *angiospermas*. Una vez producidas las micrósporas, éstas se dividen formando de una a varias *células protálicas* pequeñas (fig. 132), que se ubican lateralmente en el grano de polen. Estas células pueden desaparecer poco tiempo después. Una célula superviviente se divide entonces dando una *célula vegetativa* grande, que tendrá como función producir el tubo polínico, y otra más pequeña, la *célula generativa*, que se ubica junto a las células protálicas. Esta célula generativa vuelve a dividirse produciendo una *célula pedicular*, que permanece junto a las protálicas, y otra *célula espermatógena*, de cuya posterior división surgirán las *células espermá-*

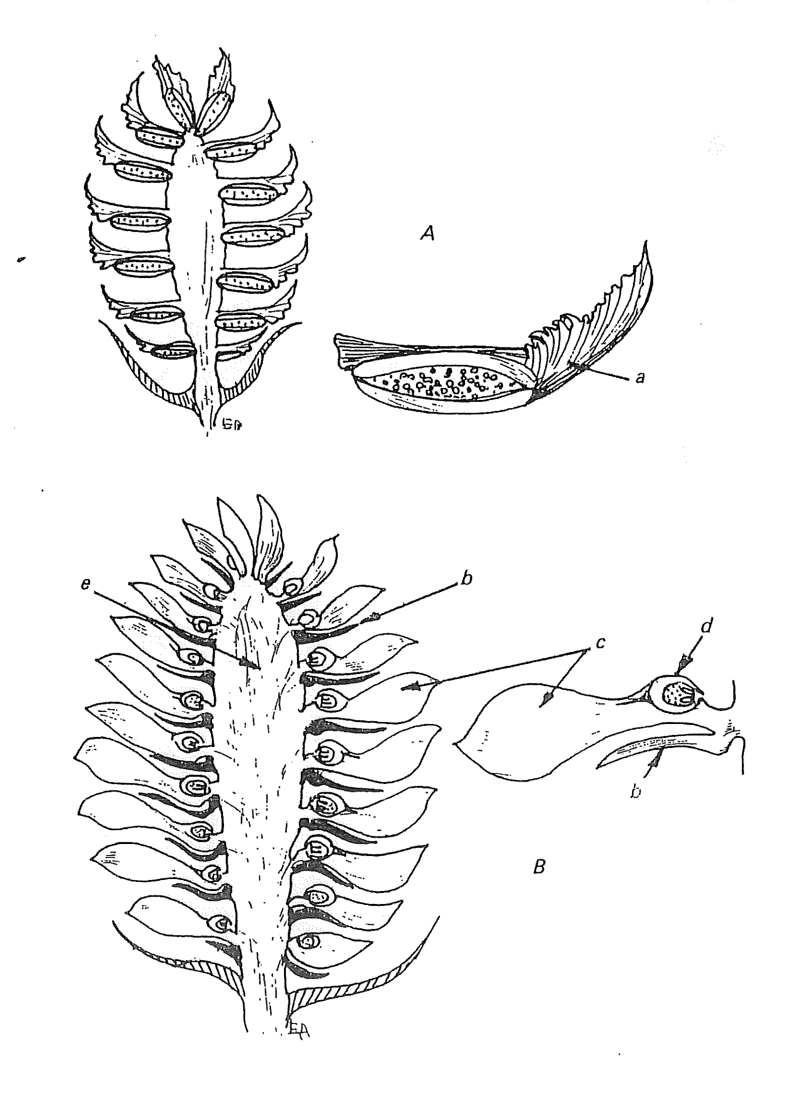


Figura 131. Flores masculinas y femeninas de una gimnosperma (*Pinus*). *A*: flor masculina; *B*: inflorescencia femenina. Referencias: *a*, corte de un estambre con granos de polen; *b*, escama tectriz; *c*, escama ovulífera; *d*, óvulo; *e*, eje de la inflorescencia femenina.

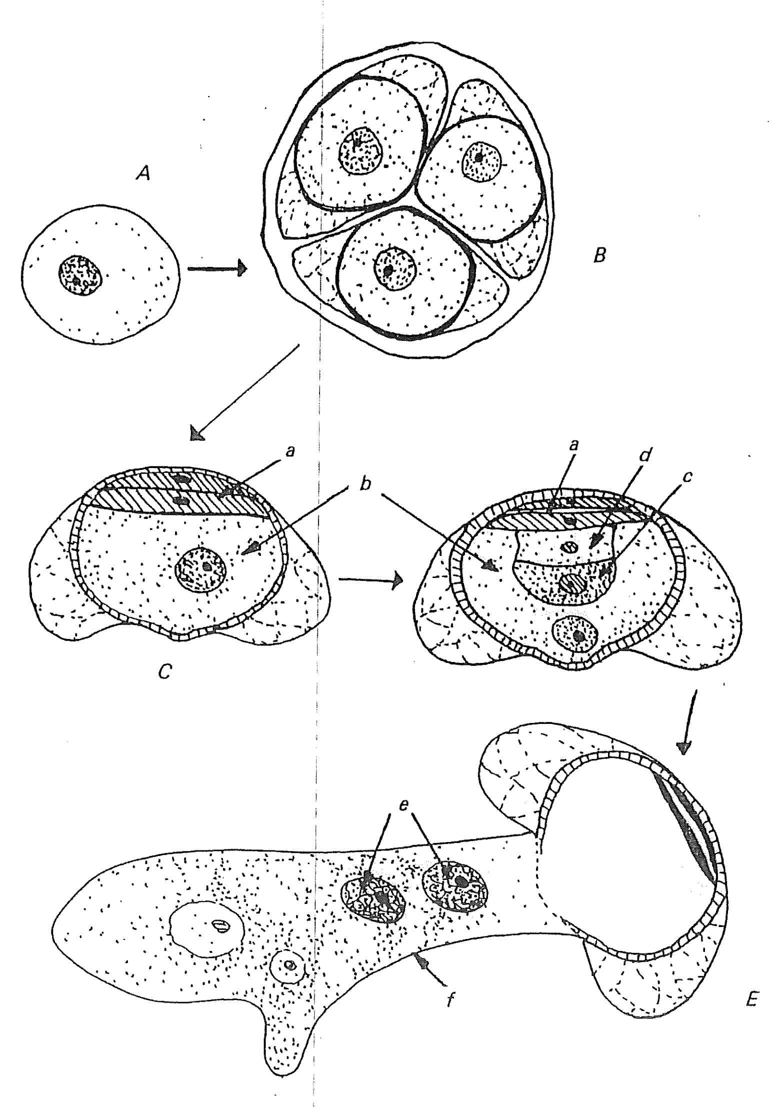


Figura 132. Formación del grano de polen en una gimnosperma. *A*: microsporocito; *B*: tétrade de micrósporas (una de ellas ubicada por detrás y no dibujada); *C*: grano de polen en formación; *D*: grano de polen, maduro; *E*: germinación del grano de polen. Referencias: *a*, células protálicas; *b*, célula vegetativa; *c*, célula espermatógena; *d*, célula pedicular; *e*, gametos; *f*, tubo polínico.

ticas o *gametos*. En los grupos más primitivos (*cicadales, ginkgoales*) los gametos son ciliados, en tanto que en las *coníferas* y *gnetales* son inmóviles.

Por lo dicho, se reconoce fácilmente el mayor desarrollo que se observa en el gametofito masculino, que en la mayoría de los casos está formado por varias células, comparándolo con el descrito para las *angiospermas*.

Megagametogénesis (fig. 133)

Como en el caso de las angiospermas, se producen cuatro megásporas haploides a partir de una célula diploide (*megasporocito*), perteneciente al nucelo. También aquí desaparecen tres de las megásporas y la que sobrevive sufre repetidas mitosis dando un cenocito que luego se tabicará para dar un *protalo* multicelular, homólogo al *saco embrionario* de las angiospermas. El protalo crece, nutriéndose a expensas del nucelo, y ocupa casi todo el cuerpo del óvulo, quedando el nucelo reducido en muchos casos a unos pocos restos celulares.

En la vecindad de la micrópila, y hundidos en el protalo, se forman los *arquegonios*, en número variable según las especies. Los arquegonios están formados por una *oosfera* u *ovocélula*, que es el gameto femenino, y que está acompañada por un número variable de *células parietales* del cuello del arquegonio, y a veces también por una célula que ocupa el canal del arquegonio, pero que luego desaparece. En estos arquegonios muy reducidos se pueden, no obstante, reconocer las homologías con los correspondientes a las plantas menos avanzadas (*musgos, helechos*) lo que denotaría la unidad filogenética de estos grupos. En las *angiospermas* algunos autores consideran que, en el aparato ovular, las sinérgidas se podrían interpretar también como células parietales pero, en este caso, el arquegonio estaría reducido a su mínima expresión.

El proceso de *fecundación* ocurre a partir de la llegada del grano de polen a la micrópila, retenido allí por una gota de líquido y donde se produce su germinación. Por lo general se nota un corto tubo polínico cuyo crecimiento es gobernado por la célula vegetativa, y que llega hasta uno de los arquegonios. Muchas veces transcurre mucho tiempo entre la llegada del polen y el proceso de fecundación de la oósfera, fenómeno que, en algunas *gimnospermas*, suele ocurrir después de caído el óvulo, aparentando estar ya madura la semilla. En el momento oportuno se rompe el extremo del tubo polínico y uno de los gametos se fusiona con la ovocélula para dar la *cigota*. Las primeras divisiones de la cigota originarán un proembrión y, a partir de algunas de sus células, se formará el embrión que, en algunos casos, puede llegar a tener varios cotiledones.

Las sustancias de reserva que acumulan las semillas tienen origen protalar y son, por consiguiente, maternas y haploides. A estas reservas se las suele denominar también *endosperma primario*, ya que están presentes aún antes de producida la fecundación, pero es preferible llamar a estas semillas *protaladas* para no confundirlas con las *endospermadas* de las angiospermas, donde las

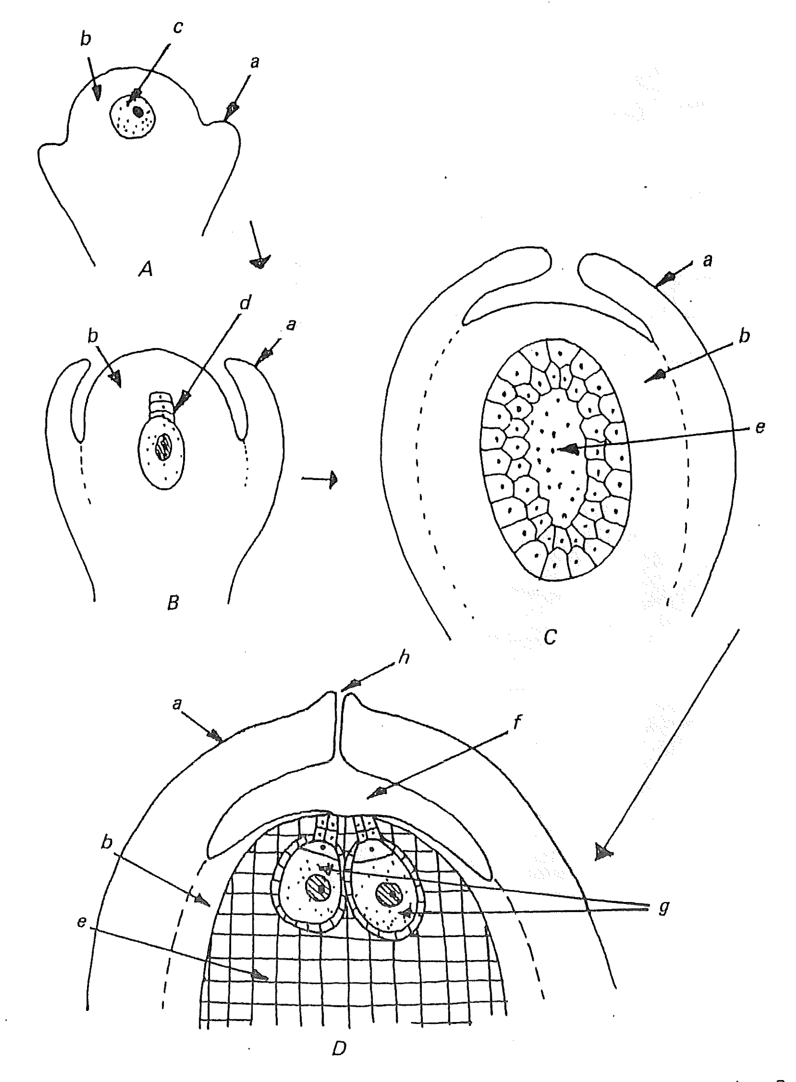


Figura 133. Formación del óvulo en una gimnosperma. *A*: primordio ovular; *B*: el mismo, con la tétrada de megásporas; *C*: el mismo, con el protalo en formación; *D*: parte distal del óvulo maduro. Referencias: *a*, tegumento; *b*, nucelo; *c*, megasporocito; *d*, megásporas; *e*, protalo; *f*, cámara polínica; *g*, arquegonios con la oosfera; *h*, micrópila.

sustancias de reserva son triploides y de origen sexual.

Como se habrá advertido, la característica más notable de este proceso es la *fecundación simple.*

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. I. Cells and Tissues. E. Arnold, G. Bretaña, pp. 197-245.
Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw Hill, Tokio, pp. 341-360.
Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, pp. 544-589.
——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley, N. York, pp. 296-313.
——— (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, pp. 351-397.
Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2° ed., Labor. Barcelona-Buenos Aires, pp. 260-316.
Maheshwari, P. (1950): An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw Hill, N. York, pp. 28-220.
Parodi, L. R. (1959): Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Vol. I. ACME, Buenos Aires, pp. 11-17.
Rutishauser, A. (1982): Introducción à la embriología y biología de la reproducción de las angiospermas. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín. Barcelona-Buenos Aires, pp. 463-469, 488-500.

XI. NOCIONES DE BIOLOGIA FLORAL*

La biología floral estudia el proceso de la polinización, es decir, el traslado del polen hasta el estigma, y su objetivo es explicar la función de los órganos florales, para lo cual es importante conocer la forma y estructura de las flores.

Las flores son muy ricas en formas y coloridos y por ello, a pesar de su breve vida, proporcionan caracteres diagnósticos muy útiles en taxonomía.

Adoptando la definición de Delpino (de fines del siglo XIX), la biología floral *es la ciencia que investiga las relaciones mutuas entre las flores y su ambiente, vivo o no, con respecto a la polinización.*

El estudio de los mecanismos de polinización permite aclarar puntos oscuros en lo que respecta a la filogenia de muchos grupos de plantas, y es también importante en taxonomía vegetal. Desde un punto de vista más práctico, el conocimiento del comportamiento de las flores durante este proceso es fundamental en los trabajos fitotécnicos, cuando se hacen polinizaciones manuales para mejorar las plantas, o en estudios genéticos.

Como se señaló, en las flores existen órganos esenciales (*estambres y carpelos*) y accesorios (*sépalos, pétalos, nectarios*). Normalmente la flor es una estructura *heterotrófica*, es decir, que no se autoabastece y, a menudo, con excepción del cáliz, parasita al resto de la planta.

Apertura de las flores

El momento de apertura del capullo floral se conoce asimismo como *antesis*, fenómeno que muchas veces coincide también con la dehiscencia de las anteras y la aparición del líquido estigmático. Además, en ese momento puede iniciarse la producción del néctar y de los olores, y se advierten movimientos en los antofilos.

Poco antes de la antesis se produce el alargamiento del pedúnculo y, de este modo, la flor o inflorescencia es sacada del abrigo de los hipsofilos. En el diente de león (*Taraxacum officinale*) el capítulo se forma cerca del suelo,

* Este capítulo se basa principalmente en algunas clases que el Doctor Stefan Vogel, eminente especialista en biología floral, dictara en la Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, en la primavera de 1969.

junto a la roseta basal, y poco antes de la antesis se extiende el pedúnculo por un alargamiento considerable de sus células.

En el movimiento de los pétalos pueden influir factores externos. La elevación de la temperatura determina la apertura de las flores del tulipán (*Tulipa gesneriana*) y de muchas otras plantas. Algunas especies son muy sensibles a los cambios de temperatura. En distintas especies de *Gentiana* y de *Anagallis* es suficiente que una nube cubra al sol por pocos minutos para que sus flores se cierren, abriéndose inmediatamente cuando el sol vuelve a brillar.

Muchas flores de apertura nocturna requieren un período más o menos breve de oscuridad para que el fenómeno pueda ocurrir, como sucede en el irupé (*Victoria cruziana*). En muchas flores diurnas la apertura está condicionada por la longitud de la noche. En algunas flores que se abren y cierran en varios días sucesivos, como la amapola de California (*Eschscholtzia californica*), basta con inducir una sola vez a la flor, mediante un oscurecimiento artificial, para que la hora de apertura y cierre quede determinada para los días subsiguientes, independientemente de las condiciones externas.

Los estambres pueden moverse a veces en forma muy veloz. En especies de *Parietaria* los estambres están sujetos a tensiones contra el perianto por curvatura del filamento y, al tocarse la flor o al ser calentada por el sol, los mismos se enderezan bruscamente soltando una nubecilla de polen. En el género *Berberis*, la estimulación mecánica de la base de los filamentos hace

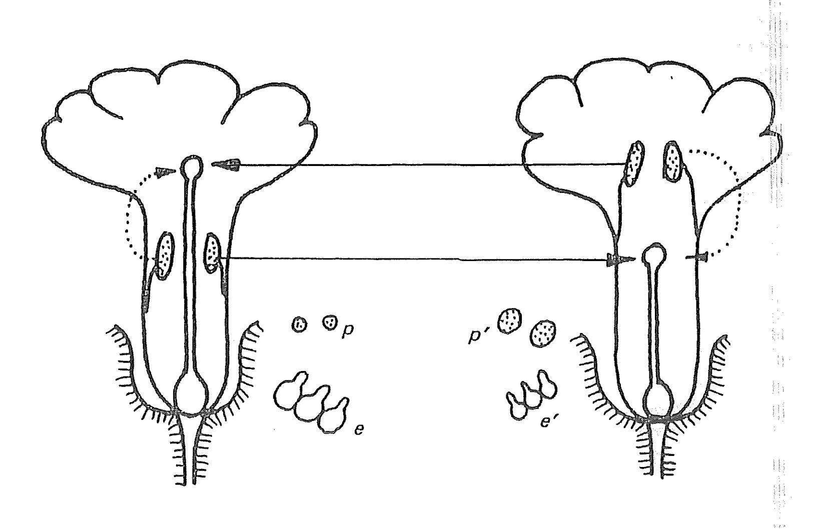


Figura 134. Heterostilia en *Primula*. Con líneas llenas se han marcado las polinizaciones "legítimas". Con líneas de puntos las "ilegítimas". Referencias: *p, p'*, granos de polen; *e, e'*, papilas estigmáticas.

mover a los estambres con gran rapidez (1/10 de segundo) hasta llevar las anteras junto al estigma. Luego, en el término de 30 a 60 minutos, vuelven a la posición original extendida. En los azulejos (*Centaurea cyanus*) existen unos pelos receptores de estímulos mecánicos en los filamentos estaminales. Cuando estos pelos son tocados por una aguja, o por un insecto, los estambres se retraen bruscamente y entonces el estilo, actuando a modo de pistón, arrastra el polen hacia afuera, dejándolo expuesto sobre las ramas estilares. En la alfalfa (*Medicago sativa*) la parte activa que produce el desenlace floral está formada por el tubo que integran los filamentos estaminales soldados y que encierran a la parte ovárica. Cuando un insecto estimula la región de la quilla, formada por dos pétalos soldados que encierran a los estambres y al carpelo, la tensión a que están sujetos los estambres determina la apertura brusca de la misma. El gineceo se proyecta hacia arriba al mismo tiempo que se suelta el polen, que puede adherirse al insecto polinizador, y éste transportarlo a otra flor, asegurando así la polinización cruzada. Si la flor no es "desenlazada" no se produce la fecundación de los óvulos. Por ello es necesario que existan poblaciones de polinizadores adecuados (abeja doméstica: *Apis mellifica*, o especies silvestres de *Megachile*) para asegurar una buena producción de semillas.

Diversos modos de polinización

Cuando la dehiscencia de las anteras coincide con la receptividad del estigma se dice que existe *homogamia*. En caso contrario hay *dicogamia*, y entonces puede ocurrir que haya *protoginia*, cuando el estigma está receptivo antes de que se produzca la dehiscencia de las anteras (*Anemone*, algunas *leguminosas*, etcétera) o *protandria*, que es lo más común en las plantas alógamas, en el caso contrario (*compuestas*, etcétera). Estos fenómenos impiden, hasta cierto punto, la autofecundación.

Un caso interesante es el de la *heterostilia*, en el que algunas especies poseen individuos con estilo más largo que otros, variando al mismo tiempo la longitud de los filamentos estaminales (fig. 134). Este hecho es bien notable en las especies de primaveras (*Primula*), muy cultivadas en los jardines. Para que la polinización sea adecuada y haya una buena producción de semillas vigorosas, el polen de las flores de estilo largo debe ser transferido a las de estilo corto y viceversa. La acción la cumplen los insectos (abejas) que visitan estas flores. Además, los granos de polen de los distintos individuos, así como el tipo de papilas estigmáticas, son de diferente tamaño (obsérvese la figura 134) como si pudieran "encajar" unos en otras. Cuando el polen de una flor de estilo largo cae sobre el estigma, de otra flor de estilo largo, apenas si se producen semillas, o éstas son de escasa vitalidad. En la figura se marcaron con trazo lleno las líneas "legítimas" de polinización y con trazo punteado las "ilegítimas". La *heterostilia*, que también ocurre en otros grupos de plantas (*rubiáceas, oxalidáceas*, etc.), impide la autofecundación y se considera que es un

paso hacia la *dioecia* (ver más adelante).

La *autogamia* ocurre cuando las flores se polinizan con su propio polen (*autopolinización*) y es común que se dé en flores poco vistosas (trigo: *Triticum*). A veces puede ocurrir autogamia en flores normalmente *alógamas*, es decir que se polinizan con polen extraño.

La autogamia puede ser un hecho regular, sobre todo en especies que viven en lugares adversos para la vida de polinizadores animales y en especies "pioneras", pero también, como ya se dijo, en aquéllas normalmente alógamas cuando no hubo polinización cruzada y hacia el final de la vida de la flor. En algunas especies de los géneros *Draba, Lepidium, Stellaria*, etcétera, se producen movimientos de los estambres hasta llegar a ponerse en contacto con el estigma si es que no hubo polinización cruzada. En la azucena (*Lilium martagon*) es el estilo el que se mueve hasta tomar contacto con el polen de la misma flor. En muchas plantas de la familia de las *compuestas*, a las cuales pertenece, por ejemplo, la lechuga (*Lactuca sativa*), la parte interior de las dos ramas estilares es receptiva del polen, que debe ser llevado allí por los

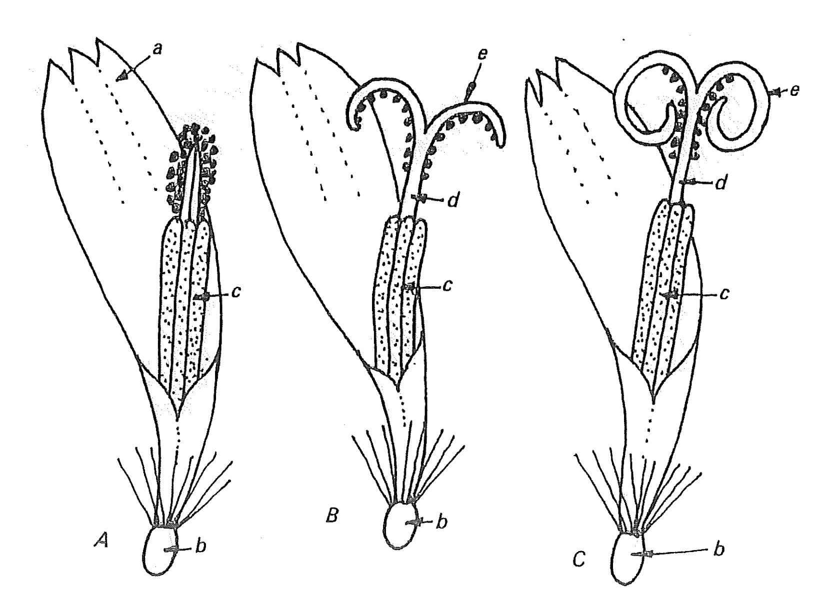


Figura 135. Esquemas que muestran la posibilidad de autopolinización en compuestas (achicoria: *Cichorium intybus*). *A*: flor en el estado masculino; el polen es expulsado por el crecimiento del estilo; *B*: flor en el estado femenino (receptiva), con granos de polen dispuestos sobre la parte exterior de las ramas estilares; *C*: autopolinización por arrollamiento de las ramas estilares. Referencias: *a*, corola; *b*, ovario ínfero; *c*, anteras; *d*, estilo; *e*, superficie estigmática.

insectos. Si esto no ocurre, las ramas estilares se arrollan sobre sí mismas y su cara interna llega a ponerse en contacto con el propio polen (fig. 135) asegurando la autopolinización.

En la arveja (*Pisum sativum*), cuando no hay insectos que puedan abrir la quilla para exponer el estigma a la polinización cruzada, se llega a la autopolinización.

Los trigos (*Triticum*) y las cebadas (*Hordeum*) son normalmente autógamos, ya que sus antecios permanecen cerrados y las flores se autopolinizan. El fenómeno se llama *cleistogamia* (gr.: *cleistos*: cerrado). Otras *gramíneas*, como el pasto puna (*Stipa brachychaeta*), poseen flores alógamas en la parte superior de la planta y flores cleistógamas escondidas en su parte basal, entre las hojas inferiores.

En la violeta (*Viola odorata*) hay flores alógamas (las que se ven comúnmente) y otras que aparecen luego, quedando escondidas entre las hojas y en las que no se desarrolla la corola, permaneciendo el cáliz cerrado. Estas flores cleistógamas se autopolinizan y producen abundantes semillas.

Los casos de cleistogamia son muy comunes y en algunas especies ni siquiera se produce la dehiscencia de las anteras, germinando el polen dentro de las mismas y llegando el tubo polínico hasta el estigma.

En la *alogamia*, que es lo contrario de la autogamia, pueden darse distintas posibilidades. Cuando en una misma planta el polen es llevado de una flor a otra vecina se dice que existe *geitonogamia* (gr.: *geitos*: vecino) y esto, desde el punto de vista genético, es igual a la autopolinización, ya que en la mayoría de los casos la dotación genética de las flores de una misma planta es idéntica. Esto significaría una *falsa alogamia*, y el caso es frecuente entre las *umbelíferas* (zanahoria: *Daucus carota*, etcétera). La geitonogamia no descarta, por supuesto, que los insectos puedan llevar el polen a flores de otros individuos, asegurando la polinización cruzada.

La *xenogamia* (lat.: *xenia*: forastero, extranjero) es la alogamia verdadera y la polinización ocurre entre individuos distintos, como en el centeno (*Secale cereale*). En muchos casos el polen no puede germinar sobre el estigma de la propia flor, aunque éste se halle receptivo. El hecho puede deberse a barreras genéticas o fisiológicas, y el manzano (*Malus sylvestris*) es un buen ejemplo. Por este motivo, cuando se cultiva el manzano, deben intercalarse algunas hileras de variedades distintas, que actúan como polinizadoras de la variedad principal. Si no se hace así no habrá fructificación, a menos que se espolvoreen las plantas con el polen de otra variedad y en el momento oportuno. En estos casos, el polen se vende diluido con un polvo inerte (talco, etcétera). Por las mismas razones son importantes las colonias de abejas en los montes frutales y en otros cultivos, ya que aseguran la polinización cruzada, y debe cuidarse especialmente evitar las pulverizaciones con insecticidas tóxicos para las abejas u otros polinizadores silvestres, en el momento de la floración.

Algunas flores poseen disposiciones especiales que evitan la autopolinización. El fenómeno se llama *hercogamia* (gr.: *hercos*: barrera, defensa) y se observa en los lirios (*Iris*) (fig. 136), en muchas *orquídeas*, etcétera.

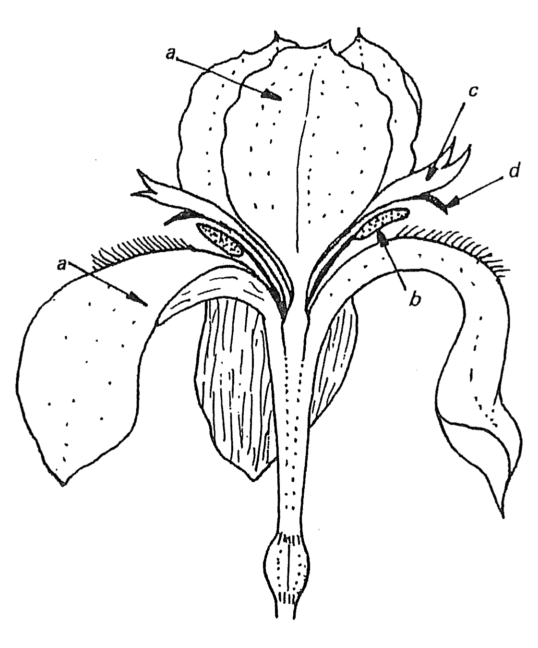


Figura 136. Hercogamia en *Iris*. Referencias: *a*, tépalos; *b*, estambres; *c*, estilo; *d*, estigma.

Sexualidad floral

En todos los ejemplos mencionados, las flores son *monoclinas* (gr.: *clinos*: lecho, con el prefijo *mono*: uno) o *hermafroditas*, es decir que poseen estambres y carpelos.

El paso siguiente, que evita, al menos en gran parte, la autopolinización, es la aparición de las flores *diclinas* o *unisexuales*. Cuando esto ocurre hay dos posibilidades: muchas plantas son *monoicas* (gr.: *oicos*: casa, con el prefijo *mono*) o sea que poseen flores unisexuales pero en la misma planta, como ocurre en los pinos (*Pinus*), abedules (*Betula*), zapallos (*Cucurbita*), maíz (*Zea mays*), etcétera. En otros grupos de plantas las flores unisexuales se hallan en diferentes individuos: hay plantas que dan solamente flores masculinas y otras plantas que las dan femeninas. Estas especies se llaman *dioicas* (gr.: *oicos*: casa; con el prefijo *di*: dos), como ocurre en los sauces (*Salix*), álamos (*Populus*), ombú (*Phytolacca dioica*), casuarinas (*Casuarina*), etcétera.

Finalmente, debe considerarse el grupo de plantas *polígamas*, que poseen flores hermafroditas y unisexuales, ya sea en el mismo pie o en individuos distintos. En esta categoría se pueden distinguir las especies *ginodioicas*, en las que algunas plantas tienen flores hermafroditas y otras sólo femeninas, como en el género *Thymus*, al que pertenece el tomillo, o en las distintas especies de mentas (*Mentha*). En las plantas *androdioicas* hay individuos que sólo llevan flores hermafroditas y otros sólo masculinas, como en las especies de *Polygonum* y en el género *Cirsium*, al que pertenece uno de los cardos (*C. vulgare*) más difundidos en la pradera bonaerense. Las especies *ginomonoicas* son aquéllas en las que, en una misma planta, aparecen flores hermafroditas y femeninas, como ocurre en muchas *compuestas*, en las cuales las flores liguladas de los capítulos son generalmente femeninas, en tanto que las tubulosas o del disco son hermafroditas. En las *andromonoicas* se hallan flores hermafroditas y masculinas en un mismo pie, como en los talas (*Celtis*) y algunas *umbelíferas*.

Todas estas combinaciones tienden a posibilitar la polinización cruzada, evitando, hasta cierto punto, la autofecundación.

La *apomixis* (gr.: sin mezcla, sin unión) es el fenómeno por el cual se puede producir un embrión sin fecundación previa. En estos casos puede ocurrir *partenogénesis* (etim.: engendramiento virginal) cuando se genera un individuo a partir del gameto de un óvulo no fecundado, o *apogamia*, cuando, habiendo perdido una planta su capacidad de reproducción sexual, lo hace multiplicándose en forma vegetativa. La apomixis es frecuente en las especies "pioneras" y en ciertas malezas, como el diente de león (*Taraxacum officinale*) y otras.

Polinización

Cuando una especie es alógama el transporte del polen puede efectuarlo un agente no viviente (el aire o el agua) o los seres vivos (animales). Cuando el polinizador es el viento se dice que las plantas son *anemógamas* (gr.: *anemos*: viento). Si el transporte del polen se efectúa por el agua las plantas se llaman *hidrógamas* (gr.: *hidros*: agua) y si lo efectúan los animales *zoógamas*.

Anemogamia (anemofilia)

La distribución de las plantas anemógamas depende fundamentalmente del clima y son, por ejemplo, más frecuentes en las llanuras pampeanas (muchas *gramíneas*, etcétera) y europeas, que en las regiones tropicales, donde predomina la zoogamia.

Las especies anemógamas son muchas veces dioicas o diclinomonoicas, y el número de óvulos se reduce mucho, generalmente a uno solo por cada flor. Los estigmas suelen ser grandes, divididos o plumosos, y los estambres espar-

cen un polen característico muy abundante, no aglutinado. Faltan los nectarios y el periantio es escaso o nulo.

Muchos árboles de hojas caducas del hemisferio norte, en particular europeos, son anemógamos y, por lo general, florecen antes de echar las hojas (*proterantes*) (gr.: *proteros*: primero; *anthos*: flor). También son numerosas las gramíneas anemógamas: maíz (*Zea mays*), etcétera; la mayoría de las *gimnospermas*, muchas *quenopodiáceas*, palmeras, etcétera. La polinización manual de la palma datilera (*Phoenix dactylifera*) ya era practicada por los antiguos asirios para asegurar una buena producción.

En las islas apartadas de los continentes (islas del norte de Alemania, Galápagos, etcétera), donde viven relativamente pocos insectos, el porcentaje de las plantas anemógamas aumenta en relación con el de las zoógamas.

Hidrogamia o hidrofilia

La verdadera *hidrogamia* es relativamente rara y se presenta, por ejemplo, en el género *Zoostera*, que comprende plantas acuáticas sumergidas cuyo polen, desprovisto de exina y de aspecto filamentoso, es transportado por las corrientes de agua hasta ponerlo en contacto con los estigmas.

Aunque no es estrictamente hidrógama, resulta muy interesante la polinización en *Vallisneria spiralis*, planta sumergida de hojas acintadas y muy cultivada para adorno de acuarios. La especie es dioica y las plantas femeninas poseen sus flores, que tienen un perigonio reducido, en el extremo de un largo pedúnculo que las lleva hasta la superficie del agua. En las plantas masculinas las pequeñas flores se desprenden de la planta madre, flotan y son empujadas por el viento o las corrientes de agua hasta llegar a tocar los estigmas. Efectuada la polinización y fecundación, el largo pedúnculo se arrolla como una hélice cuyas espiras se vuelven cada vez más apretadas (de allí el nombre específico de la planta) llevando al ovario muy cerca del fondo barroso, donde se completará la formación y maduración de las semillas.

En la mayoría de las plantas acuáticas, cuyas flores aparecen en la superficie del agua o poco elevadas sobre ella, la polinización es zoógama sobre todo si el periantio es vistoso.

Zoogamia o zoofilia

Los agentes polinizadores pueden ser variados. Lo más común es que la polinización la efectúen los artrópodos (generalmente insectos) y entonces se dice que las especies son *entomófilas*. Gran número de fanerógamas son polinizadas por pájaros (picaflores o colibríes) y se las llama *ornitófilas*. Finalmente, hay muchas especies, sobre todo tropicales, que pueden ser polinizadas por murciélagos (*quiropterófilas*).

La *zoogamia* es muy antigua y existen pruebas de su existencia en el cretáceo, producida por escarabajos (*coleópteros*). Las flores que son visitadas por animales presentan para ello una variada gama de adaptaciones, en especial del periantio, que cumple funciones de atracción visual.

El periantio, en especial, la corola, o el perigonio, pueden adoptar distintas formas. Algunas corolas tienen forma de *rueda* como en la papa (*Solanum tuberosum*), de *campana* (campanilla: *Campanula*); *hipocraterimorfa*, es decir, con un largo tubo que termina en un disco patente, como un embudo (margarita punzó: *Glandularia peruviana*; primaveras: *Primula*, etc.); *labiada*, que remata en dos labios (muchas especies de la familia de las *labiadas*, como el romero: *Rosmarinus officinalis*, etc., y de otras familias); *papilionáceas*, es decir con aspecto de mariposa, como en muchas *leguminosas* (alfalfa: *Medicago sativa*, arveja: *Pisum sativum*) y otras familias: *acantáceas, poligaláceas*, etcétera. En otras adopta la forma de caldero o balón (*Aristoloquia* y muchas *aráceas*, donde la espata que protege a la inflorescencia adopta esta forma). El perigonio puede ser tubular (*Beschorneria, Aloe*). A veces la flor o la inflorescencia adquiere la forma de un cepillo o brocha y, en estos casos, la parte atractiva suelen ser los estambres (limpiatubos: *Metrosideros*; borla de obispo: *Calliandra tweedii*, etcétera).

En muchas plantas la inflorescencia imita a una flor, de modo que, desde un punto de vista ecológico, un capítulo se comporta como si fuese una flor única, como en el girasol (*Helianthus annuus*) o la margarita (*Chrysanthemum leucanthemum*). También semejan a una flor única las inflorescencias de muchas *amarantáceas* (siempreviva: *Gomphrena*); *euforbiáceas* (estrella federal: *Euphorbia pulcherrima*); *proteáceas* (*Protea*); algarrobo (*Prosopis*), etcétera.

Colores de las flores

Comúnmente la parte coloreada de las flores es el periantio, principalmente la corola, aunque es frecuente que aparezcan órganos extraflorales (brácteas) que también cumplen funciones de atracción. El cáliz es a menudo de un color vivo distinto del verde, como en la aljaba (*Fuchsia*), el coral (*Salvia splendens*) etcétera. A veces son coloreados los ejes de las inflorescencias (*Begonia, Medinilla*).

Los dibujos (manchas, líneas, etcétera) y la forma externa de la corola son importantes en la polinización zoófila porque guían al visitante hacia el centro de la flor o a los lugares donde se produce el néctar o el polen, para lo cual muchas especies poseen "guías de néctar" (*nectarostigmas*, según Font Quer), formadas por manchas oscuras en la base de los pétalos, o líneas de puntos que convergen hacia el nectario, o distintos tipos de señales que guían a los insectos para que se posen en los lugares adecuados. Estas "marcas" pueden hallarse también en el androceo, que puede tener pelos atractivos (flor de Santa Lucía: *Tradescantia*) o estambres con estípulas formando una corona (narciso: *Narcissus*) y también en el gineceo, que puede ser vivamente coloreado (*Begonia*).

Muchas flores, especialmente las de apertura nocturna, tienen la corola, o cada uno de los pétalos, finamente divididos, de manera que sus "rayos" guían hacia el centro de la flor.

Todas estas adaptaciones se relacionan con la capacidad visual de los polinizadores y, muchas veces, aparecen en las flores como estructuras aparentemente caprichosas pero que cumplen una función ecológica importante.

Los colores azules, rojos y púrpuras se deben generalmente a la presencia de *antocíanos*, pigmentos hidrosolubles, en el jugo celular y que son capaces de cambiar su color al modificarse el pH, siendo azules en medio alcalino, rojos en medio ácido y púrpura en medio neutro (cap. III).

Los diversos tonos de amarillo se pueden deber a flavonas, xantofilas o carotenos, que se hallan en plástidos. A veces un pigmento carotenoide muy intenso (rojo) puede llegar a ser confundido con una antocíana, pero los carotenoides son liposolubles y no presentan el viraje de color observado en los antocíanos.

La variedad de colores de las flores se puede deber a la mezcla de los pigmentos o a diversos fenómenos físicos que se detallan a continuación.

El color blanco de muchas flores se debe al fenómeno de reflexión total de la luz, ya que no se conoce un pigmento blanco. A veces ocurre que hay un espacio de aire en posición subepidérmica, y esto produce la reflexión total de la luz. En este caso, apretando fuertemente los pétalos se consigue desplazar al aire y el color blanco desaparece. En otros casos existe, en posición subepidérmica, una capa de células que poseen numerosos gránulos de almidón que reflejan la luz. Algunas especies de *Ranunculus* tienen en sus pétalos células epidérmicas con gotas de aceites en las cuales hay carotenoides amarillos disueltos. En posición subepidérmica hay una capa de células columnares con abundante almidón donde se refleja la luz, que al ser filtrada por los pigmentos amarillos dan este color a los pétalos. Si se quita la epidermis el color blanco subyacente se observa con facilidad.

Los colores oscuros o negros observados muchas veces como manchas en ciertos pétalos se deben a la absorción total de la luz al pasar por distintos pigmentos que tienen colores complementarios. En los tépalos del tulipán (*Tulipa gesneriana*), donde se observa una mancha basal muy oscura, el fenómeno se debe a la presencia de antociana azul muy concentrada en las células epidérmicas y de caroteno amarillo en las subepidérmicas, de modo que casi toda la luz incidente se absorbe. En las flores liguladas de la *compuesta Gazania rigens* se observa una mancha oscura producida por un fenómeno físicamente similar: en las células hay una gran vacuola con antocíanos azules, rodeada por citoplasma en el que existen cromoplastos con caroteno.

En otras flores puede ocurrir que en la epidermis haya distintas células vecinas que poseen ya sea antocíanos o carotenoides, es decir, pigmentos diferentes que absorben distintas longitudes de onda. De tal modo, la suma de sus efectos da por resultado la sustracción total de la luz.

Los colores "diluidos" (celeste, rosa pálido, etcétera) pueden producirse porque en los antofilos hay células con pigmentos y otras vecinas que carecen de ellos.

En las flores son frecuentes los cambios de color a medida que transcurre el tiempo. Las causas de este fenómeno pueden ser el cambio de pH del medio o una modificación química de los pigmentos. Las flores del jazmín del Paraguay (*Brunfelsia*) cambian del color violáceo al blanco. En *Lantana camara* las flores jóvenes son amarillas y las más viejas viran al rojo. También estos cambios guardan correspondencia con la capacidad visual de los polinizadores. Así, las abejas, por ejemplo, que no ven el color rojo, no se interesan por las flores viejas que han adquirido este color. Conviene anotar que muchas veces las abejas visitan flores de color rojo, pero se debe a que, asociados a los pigmentos rojos, existen otros que absorben la luz ultravioleta (flavonoides y taninos que absorben longitudes de onda menores de 4000 Å) y los insectos pueden notar estas manchas de absorción, que sirven entonces como guías de néctar. También puede ser que la cutícula refleje totalmente la luz ultravioleta.

En muchos casos la presencia de estas guías de néctar, invisibles al ojo humano, pueden ser reveladas sumergiendo las flores en Cl_3Fe, que da una reacción coloreada con los taninos. También se pueden fotografiar con cámaras especiales, provistas de lentes de cuarzo que son permeables al ultravioleta.

En numerosas flores, cuyos antofilos tienen un brillo especular, el fenómeno se debe a una película de aceite situada sobre la cutícula. El brillo sedoso (*Calendula*; *Mesembryanthemum*, etcétera) o el aspecto aterciopelado (pensamiento: *Viola tricolor*; conejito: *Antirrhinum majus*, etcétera) se debe a la distinta forma y disposición de las células epidérmicas. En el primer caso, las células son alargadas y paralelas entre sí, en tanto que en el segundo, la epidermis presenta papilas prominentes.

Olores de las flores

Los olores de las flores sirven para atraer a los polinizadores, sobre todo insectos y murciélagos que poseen el sentido del olfato muy desarrollado.

Los distintos olores se pueden clasificar, para el olfato humano, en dos categorías: los *simpáticos*, agradables, y los *idiopáticos* o desagradables.

Los olores *simpáticos* pueden ser dulces, como el olor de la miel, producto que suele retener el aroma de las flores de donde proviene, o, también pueden tener perfume especial: a violeta, rosa, lila, etcétera. Otros pueden ser *aromáticos*, y resultan más graves, secos y, a veces, más fuertes que lo agradable, como ocurre con el perfume del clavel, de la vainilla, la canela, etcétera. También se clasifican aquí los olores a *frutas*: a bananas, ananás, etcétera.

Los olores *idiopáticos* influyen sobre los instintos, sobre todo reproductivos, de algunos insectos, y su atracción es engañosa (flores "de engaño"), ya que generalmente estas flores no ofrecen néctar ni polen. Se distinguen en esta categoría los olores *feos*, que resultan desagradables para el hombre pero que

no son fétidos: olores hircinos, a pescado, escarabajos, etcétera. Los olores *fétidos*, que atraen a las moscas, pueden ser de carroña, excrementos, etcétera.

La base química de los olores es muy heterogénea y puede tratarse de mezclas muy complicadas de distintas especies químicas.

En muchas flores, las regiones productoras de olores se localizan en manchas (*osmóforos*) (gr.: *osme*: olor; *phoros*: que lleva) que pueden detectarse por diversos medios. Uno de ellos consiste en colocar distintas partes de las piezas florales en frascos separados, limpios y secos, que se mantienen bien cerrados por un corto tiempo para luego examinarlos mediante el olfato. Si, por ejemplo, se colocan en frascos distintos los tépalos y las "coronas" de flores de junquillo (*Narcissum tazetta*), se notará que el perfume se halla casi exclusivamente en estas últimas. En la retama (*Spartium junceum*) el perfume se localiza en las alas de las flores.

También pueden localizarse los osmóforos sumergiendo las flores por varias horas en un colorante que no mate las células (rojo neutro diluido 1:10.000 en agua corriente). Los osmóforos se tiñen de color rojo, más o menos intenso.

En los osmóforos hay varias capas de células que acumulan las sustancias que producirán el olor y, muchas veces, aceites y almidón que proveerán la energía para un acelerado proceso respiratorio. Es notable la "epidermis de emisión", con núcleos grandes e irregulares y citoplasma abundante.

En algunas especies (muchas *aráceas*; en *Victoria*, etcétera) la respiración muy activa se traduce en un aumento de la temperatura de ciertas partes florales, que puede subir varios grados por sobre la del ambiente. Este fenómeno favorece la emisión del perfume.

En muchas flores la emisión del perfume es un fenómeno periódico. En las flores nocturnas (*Cestrum nocturnum, Mirabilis jalapa*, etc.) el olor es más intenso por la noche y casi desaparece durante el día.

Las flores visitadas por pájaros carecen de perfume.

En algunas flores "de engaño", éstas imitan por su forma y olor a las hembras de ciertos insectos cuyos machos, al intentar la cópula, efectúan la polinización. El hecho se verifica en orquídeas de los géneros *Ophris, Cryptostylis*, etcétera. Otras flores tienen olor a carroña y el aspecto del sustrato adecuado para la postura de los huevos de ciertas moscas, que así resultan atraídas (*Stapelia*, etcétera). Las larvas que puedan nacer no logran sobrevivir, pero ha ocurrido la polinización.

Nectarios

Los nectarios son órganos capaces de segregar una solución azucarada (néctar) y pueden ubicarse en las flores (*nectarios florales*) o fuera de ellas (*nectarios extraflorales*).

La función de muchos nectarios extraflorales aun se discute. Los nectarios florales son útiles, en cambio, para "recompensar" la visita de los polinizadores.

El néctar es una solución concentrada de azúcares (glucosa, fructosa, sacarosa, etcétera), muchas veces mezclados. En las flores visitadas por pocas especies de insectos (*eutropas*) el néctar suele ser una solución de sacarosa casi pura. En las *alótropas*, visitadas por muchas especies de polinizadores, es casi siempre una mezcla de los monosacáridos glucosa y fructosa.

La concentración de azúcares totales en el néctar varía mucho según las especies y las condiciones ambientales. En el orégano (*Origanum vulgare*) puede pasar del 75%, en tanto que en las flores ornitófilas el néctar llega a ser muy diluido (8%). Los néctares concentrados son probablemente jugo floemático casi puro. En los nectarios que producen néctares muy diluidos se observan muchas más terminaciones xilemáticas que aportan mayor cantidad de agua.

La composición química de los néctares puede conocerse por métodos cromatográficos.

Los nectarios se caracterizan por poseer un tejido glandular con células que tienen mucho almidón, vacuolas pequeñas y núcleos grandes, paredes celulares y cutículas muy finas, pocos meatos y numerosos estomas secretores.

La localización de los nectarios es muy variable: pueden hallarse en los tépalos o pétalos (*Ranunculus, Lillium*), en el cáliz (muchas *malváceas*, en el taco de reina: *Tropaeolum majus*, etcétera) adoptando formas muy variadas. También en el androceo, como en el laurel (*Laurus nobilis*), el lino (*Linum usitatissimum*), la violeta (*Viola odorata*), etcétera, o en el gineceo (*amarilidáceas, iridáceas, bromeliáceas*, etcétera). También pueden tener origen caulinar, a veces adoptando forma de disco, que puede resultar dividido (algunas *rosáceas*; conejito: *Antirrhinum majus*; *crucíferas*, como en los repollos: *Brassica*, etcétera).

En los pseudantos (inflorescencias en las que las flores imitan a una sola flor), puede haber flores estériles nectaríferas y otras fértiles no nectaríferas. En las umbelas compuestas de zanahoria (*Daucus carota*) hay un pequeño grupo de flores centrales estériles que sólo tiene como función la producción de néctar. En los *ciatios* del género *Euphorbia* los nectarios se localizan en las brácteas cupuliformes y adoptan forma glandular.

La producción del néctar es periódica en cantidad y concentración de azúcares. Así, por ejemplo, en la achicoria (*Cichorium intybus*) ocurre entre las 7 y las 12 horas del día; en el tilo (*Tilia*) es nocturna, entre las 20 y las 8 horas; en el trébol rojo (*Trifolium pratense*) la máxima producción es a las 13 horas. Los insectos "aprenden" estos horarios y casi no visitan a las flores fuera de los horarios de buena producción de néctar.

Polen

Muchas especies recompensan la visita de los polinizadores ofreciéndoles polen. En estas flores, que no presentan néctar, la producción de polen es abundante, pero, a diferencia de las especies anemófilas, el polen es pegajoso.

Son flores " de polen", entre otras, las anémonas (*Anemone*), amapolas (*Papaver*), rosas (*Rosa*), tulipán (*Tulipa gesneriana*), etcétera. Generalmente son flores grandes, rojas, purpúreas o blancas y, casi siempre, poseen gran cantidad de estambres.

La producción de granos de polen suele ser muy elevada: 2,5 millones por cada flor de *Papaver rhoeas* y 3,6 millones en algunas peonias (*Paeonia*).

Los dípteros y escarabajos comen el polen directamente. Las abejas obreras lo recogen en el tercer par de patas y con él fabrican el alimento para las larvas. Esto explica porqué no se observan zánganos en las flores "de polen" ya que ellos sólo absorben néctar para su propio consumo.

Además del néctar y del polen, algunas especies pueden ofrecer otras sustancias a sus visitantes: pelos que dan aceites (*Calceolaria*), sustancias proteicas (*Calycanthus*), etcétera.

Polinización zoógama

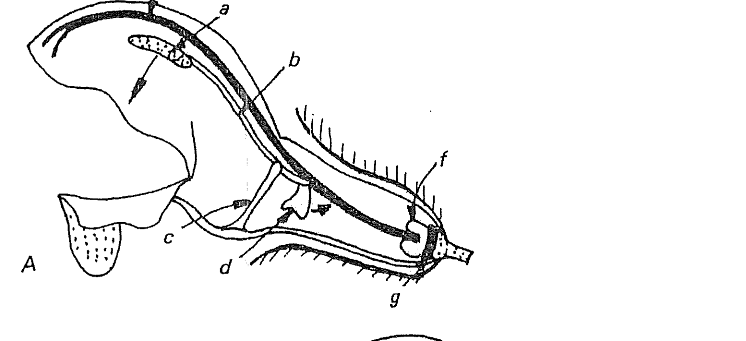
Dentro del grupo de especies cuyas flores son polinizadas por animales, las *entomófilas* (*polinizadas por insectos*), son las más frecuentes. De acuerdo con el grupo taxonómico al cual pertenezcan los visitantes se pueden clasificar a las especies vegetales en: *melitófilas*, que son visitadas por abejas (*himenópteros*) o moscas (*dípteros*) que se comportan como abejas; *psicófilas*, que atraen a mariposas (*lepidópteros*); *miófilas*, visitadas por moscas (*dípteros*) y *cantarófilas*, que reciben a *coleópteros*.

En las especies *melitófilas*, que constituyen el grupo mayor dentro de las entomófilas, los estímulos de atracción pueden ser visuales u olfatorios y las abejas se dirigen hacia las flores en busca del néctar, con el cual fabrican miel, o de polen. Se puede conocer el número de especies visitadas examinando el polen que las obreras acumulan en el tercer par de patas. En la mayoría de los casos, las abejas prefieren explotar de una a muy pocas especies vegetales por vez, de modo que es relativamente raro que los pólenes se mezclen, y este hecho favorece la polinización de una especie determinada. Algunas abejas son tan específicas que, sólo visitan a una especie o género vegetal. Así, *Peponapsis* sólo visita las flores de *Cucurbita*.

El néctar es recogido con la lengua y sube por capilaridad para almacenarse en el "estómago social" o para el propio uso de la recolectora.

Las flores melitófilas más avanzadas son cigomorfas y prevalecen los colores amarillo, azul, purpúreo o blanco. Con frecuencia poseen guías de néctar, olores simpáticos y néctar escondido en el fondo de la corola, espolones, etcétera. Típicamente poseen un sitio adecuado para el "aterrizaje" de las abejas como, por ejemplo, un pétalo especializado. El polen puede depositarse en distintos sitios del cuerpo del visitante (el dorso, el vientre o los costados). Este hecho posibilita que un mismo insecto pueda llevar, sin que se mezclen, pólenes de distintas especies vegetales.

La apertura de algunas flores "de abeja" requiere cierta "habilidad" de la



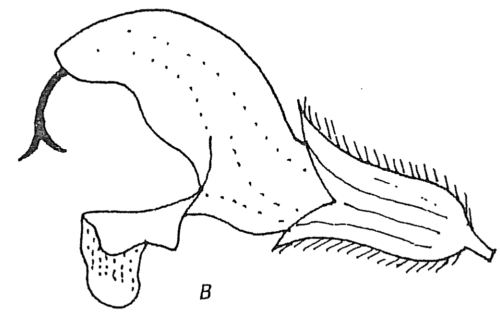


Figura 137. Mecanismo floral en *Salvia*. *A*: flor en el estado masculino: corte longitudinal mostrando la estructura del androceo y del gineceo (sólo se ha representado un estambre); *B*: flor en el estado femenino, señalando el crecimiento del estilo. Referencias: *a*, teca fértil; *b*, conectivo; *c*, filamento; *d*, teca estéril en forma de placa que obstruye el acceso al néctar; *e*, estilo; *f*, ovario; *g*, nectario.

recolectora y, en muchos casos, existen barreras mecánicas que excluyen a los visitantes indeseables.

En el género *Salvia* la flor tiene la forma representada en la figura 137. El estilo es muy largo y bifurcado y el androceo queda reducido a dos estambres que funcionan como una unidad. Las anteras unitecas se unen y el conectivo, muy largo, pivota sobre un filamento muy breve. El otro extremo de los conectivos remata en una plaquita que obtura parcialmente al tubo corolino. Cuando un insecto penetra en la flor empuja estas plaquitas con su cabeza y entonces las tecas fértiles descienden al girar el conectivo sobre su punto de apoyo en el filamento y el polen se deposita sobre el dorso del visitante. Como la flor es protándrica, cuando este insecto visita a otra que se halla en el estado "femenino" el polen queda depositado sobre el estigma, ya que en

este momento la parte femenina receptiva ocupa la misma posición que anteriormente tuvieron las anteras. El funcionamiento de los estambres es similar al movimiento de las barreras del ferrocarrril. Algo similar es el mecanismo en *Calceolaria.*

Aunque con mecanismos muy variados, son también melitófilas las flores de muchas *leguminosas papilionoideas* y diversas *orquídeas* que muestran sorprendentes adaptaciones para el transporte de las polinias.

Un caso interesante es la polinización de la higuera. En la higuera común (*Ficus carica*) los siconos pueden madurar sin que haya fecundación ("frutos" partenocárpicos), pero en la *higuera de Esmirna*, que produce higos de mejor calidad, se requiere la intervención de polinizadores, pequeñas avispitas del género *Blastophaga.* Estas se crían en la higuera "macho" o *cabrahiguera*, de frutos no comestibles, donde se encuentran flores femeninas de estilo corto y flores masculinas ubicadas cerca de la abertura del sicono. Las avispitas hembras ponen sus huevos en el ovario de las primeras, ya que la longitud de su oviscapto, órgano con el cual perforan el ovario para depositar el huevo, coincide con la longitud de los estilos (flores brevistilas) (fig. 138). Las larvas nacen y se alimentan y, cuando las hembras están en condiciones de volar, habiendo sido previamente fecundadas por los machos, reciben el polen de las flores masculinas, que maduran tardíamente. Al abandonar los siconos de las cabrahigueras se dirigen hacia los nuevos siconos o hacia los de la higuera de Esmirna, que sólo posee flores femeninas cuyos estilos son más largos (flores macrostilas) que el oviscapto de la avispa. En sus fracasados intentos por realizar la postura, ya que no consiguen alcanzar los ovarios, distribuyen el polen en los estigmas y así se produce la polinización y posterior fecundación de los óvulos. En la práctica, se recogen los higos de la cabrahiguera y se colocan en bolsas abiertas, de papel, que se cuelgan sobre las ramas de la higuera de Esmirna. También se pueden colgar las ramas cortadas que llevan los "cabrahigos". Este procedimiento, llamado *caprificación*, se practica en el Viejo Mundo desde los tiempos más remotos y, actualmente, está difundido en California.

Las especies *psicófilas* (así llamadas porque los griegos identificaban al alma con una mariposa) son visitadas por mariposas diurnas, la mayoría de las cuales acuden atraídas por el estímulo óptico. El sentido de la visión de estas mariposas es similar al del hombre y pueden apreciar el color rojo, que es preferido al azul y al amarillo. Las mariposas diurnas sólo pueden libar néctar, ya que no comen ni recogen polen. Su probóscide o trompa puede llegar a medir 30 mm, y se posan para libar.

Las flores psicófilas son de antesis diurna, de perfume agradable y suave, frecuentemente con el limbo discoidal poco dividido y, a veces, muestran guías de néctar. Son ejemplos *Lantana camara*, diversas especies de *Lavandula, Primula farinosa, Glandularia peruviana*, algunas clavelinas (*Dianthus*), etcétera.

Muchas plantas tienen flores que son visitadas por mariposas nocturnas. Las *falenófilas* son visitadas por las más pequeñas (polillas), en tanto que las *esfingófilas* lo son por mariposas grandes. Con frecuencia son flores blancas y

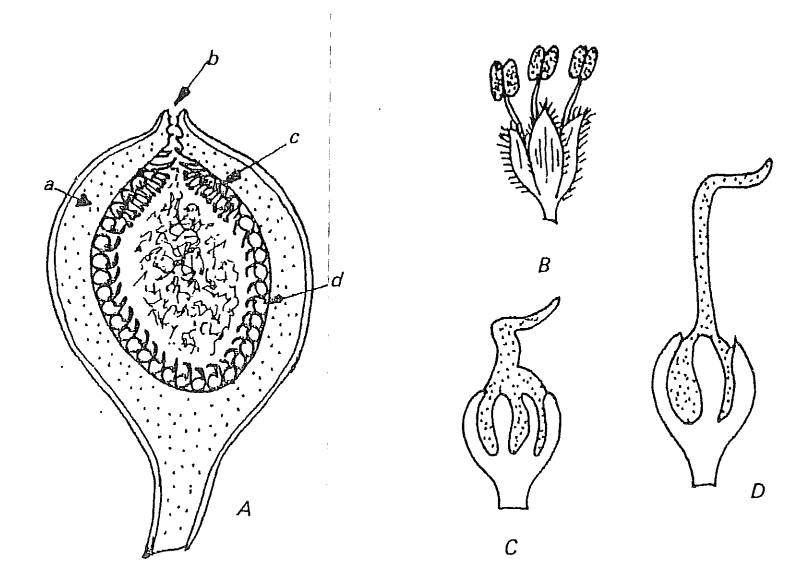


Figura 138. Polinización en la higuera de Esmirna. *A*: sicono de la cabrahiguera; *B*: flor masculina de la cabrahiguera; *C*: flor femenina (brevistila) de la misma planta; *D*: flor femenina (macrostila) de la higuera de Esmirna. Referencias: *a*, receptáculo común; *b*, abertura (ostíolo) del sicono; *c*, flores masculinas; *d*, flores femeninas.

muy perfumadas. También las hay coloreadas, ya que estos insectos pueden distinguir los colores aún con una luz muy tenue. Suelen tener un tubo floral largo y estrecho y, a veces, la corola es dividida. Son raras las guías de néctar. La antesis ocurre al anochecer y se cierran de día. En las flores que no tienen tubo floral notable los estilos y estambres son muy largos. La mayoría de las mariposas nocturnas liban sin posarse (al vuelo) y suelen tener espiritrompas muy largas: hasta 25 centímetros.

Son visitados por mariposas nocturnas, el duraznillo negro (*Cestrum parqui*), la madreselva (*Lonicera japonica*), algunas azucenas (*Lilium*) y muchas flores de diversas orquídeas, algunas especies de *Nicotiana, Petunia*, etcétera.

La mayoría de las mariposas polinizadoras son nocturnas, ya que son más especializadas y eficientes que las diurnas.

Las flores *miófilas* son visitadas por diversos grupos de moscas (*dípteros*) y algunos *coleópteros* que actúan como moscas, y resultan flores "de engaño", ya que generalmente no recompensan a sus visitantes. Tienen olores idiopáticos y atraen también por sus colores. Las plantas que llevan estas flores pueden crecer en lugares desérticos a semidesérticos, y también en lugares

sombríos de las selvas húmedas. Las flores pueden ser abiertas, casi planas, acampanadas o con forma de balón y suelen tener pelos o arrugas en el margen, o apéndices más o menos prolongados y fácilmente móviles que sirven para la atracción.

Buenos ejemplos de *miofilia* se observan en muchas especies de *aráceas*, algunas *orquídeas* y en *Raflessia arnoldii*, de Java, planta que posee la flor más grande del mundo (hasta de 1 metro de diámetro).

En algunas especies de *Arum*, que tienen las flores reunidas en un espádice protegido por una espata, como se observa en la figura 139, la

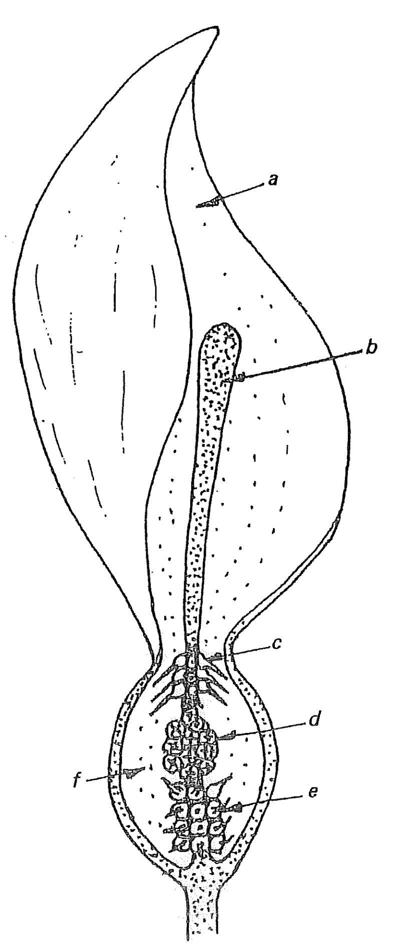


Figura 139. Inflorescencia de una arácea (*Arum*). Referencias: *a*, espata; *b*, porción estéril del espádice que actúa como un osmóforo; *c*, flores masculinas estériles; *d*, flores masculinas fértiles; *e*, flores femeninas; *f*, urna formada por la base de la espata.

inflorescencia funciona como una cárcel temporaria para los visitantes y lo hace de la siguiente manera: la espata tiene papilas con gotitas de aceite que la vuelven muy resbaladiza. Las pequeñas mosquitas, atraídas por el olor, llegan al atardecer y caen en la urna, no pudiendo escapar de ella por impedírselo la disposición de las flores masculinas estériles, que obturan la salida. Durante la noche maduran las flores masculinas fértiles, espolvoreando con su polen a las moscas atrapadas. Al día siguiente se marchitan las flores que taponan la salida y la superficie de la espata deja de ser resbaladiza y atractiva por lo cual los polinizadores pueden escapar. Cuando estas moscas visitan nuevas inflorescencias frescas, cuyas flores femeninas están receptivas, vuelven a caer en la trampa llevando el polen sobre su cuerpo y efectúan entonces la polinización cruzada.

Otros géneros de *aráceas* y diversas especies de *Aristoloquia* funcionan con principios parecidos, algunos de ellos muy ingeniosos.

La *cantarofilia* se puede observar en flores no demasiado especializadas pertenecientes a grupos primitivos (*ranales*, etcétera) y también en otras más avanzadas y, particularmente, en especies tropicales. En algunas flores (*Victoria, Calycanthus occidentalis*) los insectos quedan atrapados temporariamente mediante mecanismos diversos.

Los *coleópteros* son insectos muy antiguos (del jurásico y cretáceo) y pueden comer el polen o parte de las flores. Probablemente, el grupo de las *benetitíneas*, gimnospermas ya extinguidas y que poseían flores hermafroditas, fueron polinizadas por escarabajos.

Las flores cantarófilas no tienen una forma definida ni guías de néctar y son, por lo general, grandes, aplanadas a más o menos cóncavas y de fácil acceso, ya que los coleópteros no son buenos voladores. Los colores más frecuentes son el blanco o el verdoso y poseen perfume intenso, frutal. Los estambres y los estigmas se hallan expuestos.

Las especies *ornitófilas* son visitadas por pájaros que viven casi exclusivamente en las regiones cálidas o subtropicales, aunque hay picaflores que alcanzan hasta los 4.000 m en las montañas, y especies que llegan a latitudes muy altas (en América hasta Alaska y Tierra del Fuego) y algunos de ellos efectúan largas migraciones, ya que el factor que limita la existencia de estos pájaros es la presencia de flores durante todo el año.

Los pájaros son polinizadores muy efectivos ya que liban grandes cantidades de néctar de bajo contenido energético (con poco azúcar), y la frecuencia de visitas a estas flores es muy grande.

Se ha estimado que unas 2.000 especies de pájaros visitan flores y los hay en el Viejo y en el Nuevo Mundo. La mayoría de los picaflores americanos liban al vuelo, en tanto que los demás lo hacen posándose sobre las plantas. Estos pájaros comen también insectos, algunos de ellos atrapándolos al vuelo. Poseen una lengua muy larga, a veces retráctil en un canal especial ubicado en la cabeza.

Los picaflores más pequeños tienen apenas el tamaño de un abejorro; los más grandes tienen la talla de un gorrión y todos ellos son excelentes

voladores. Sus ojos son sensibles a los colores, especialmente al rojo, y su olfato está poco desarrollado.

Se calcula que el 30% de las angiospermas son ornitófilas, habiendo más de 110 familias de plantas que poseen flores con esas características.

Estas flores suelen tener forma tubular, de pincel o de brocha, y son de textura firme, robustas y suculentas. A veces son péndulas y el color, como se dijo, es rojo o purpúreo, amarillo, anaranjado, etcétera, pero rara vez son azules. También es raro que haya guías de néctar y éste es copioso, fluido y poco concentrado. La antesis es diurna aunque las flores pueden permanecer abiertas durante la noche.

Como ejemplos de plantas ornitófilas se pueden mencionar el ceibo (*Erythrina crista-galli*) y otras *leguminosas*, el coral (*Salvia splendens*), las aljabas (*Fuchsia*), diversas especies de *Aloe*, muchas *bromeliáceas*, la estrella federal (*Euphorbia pulcherrima*), las especies de *Strelitzia* y otras *musáceas*, la espuela de caballero (*Delphinium*), etcétera.

Las plantas *quiropterófilas*, visitadas por murciélagos, son también tropicales o subtropicales. Estos murciélagos son pequeños, con una marcada adaptación para libar el néctar, boca alargada y lengua contráctil y larga (hasta 16 cm en algunos casos) y provista de pelos que retienen el néctar. También comen insectos.

Las flores quiropterófilas son grandes y pueden tener forma acampanada. Algunos murciélagos se sujetan a la corola, dejando sobre ella las marcas de sus uñas, lo que permite saber si la flor fue visitada. Otros liban al vuelo, especialmente si las flores son más pequeñas. Como ocurre con los picaflores, los murciélagos del Nuevo Mundo liban volando y, por lo tanto, sus flores predilectas son relativamente más pequeñas que las correspondientes a los murciélagos del Viejo Mundo.

La orientación de estos animales se produce gracias a su olfato, que está muy desarrollado. Algunas flores péndulas y provistas de largos apéndices son encontradas por los murciélagos, que pueden orientarse con las señales ultrasónicas que emiten durante el vuelo y que perciben como ecos, con el mismo principio de funcionamiento que el del radar.

Las observaciones de estas visitas son muy difíciles, ya que ocurren de noche y son muy breves. El método fotográfico es una posibilidad de registrar el fenómeno.

Las flores quiropterófilas son de antesis vespertina y tienen consistencia robusta siendo, además, suculentas. Suelen tener olor desagradable, a fruta fermentada, algo ácida, pero no fétido. El néctar es muy diluido y mucilaginoso. Los colores son poco vistosos: verde, blanco, amarillento, castaño y hasta rojo. El polen es abundante y las anteras muy grandes.

Como ejemplos pueden mencionarse la enredadera *Cobaea scandens*, a veces cultivada en los jardines; el árbol de la madera balsa (*Ochroma lagopus*), el baobab (*Adansonia digitata*), el banano (*Musa*), algunas especies de *Nicotiana* de grandes flores (Jujuy), muchos cactus "candelabro" y casi todas las especies de flores gigantes.

Bibliografía adicional sugerida

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2ª ed., Labor. Barcelona – Buenos Aires, pp. 334-347.

Knuth, P. (1906-1909): Handbook of flower pollination. (Trad. de R. A. Davis). Oxford, 3 volúmenes.

Meeuse, B. J. D. (1961): The story of pollination. The Ronald Press, N. York, 243 páginas.

Percival, M. S. (1965): Floral biology. Pergamon Press. G. Bretaña.

Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5ª ed., Marín. Barcelona – Buenos Aires, pp. 509-515.

XII. EMBRIOGENESIS

Formación del endosperma en las angiospermas

Como resultado de la fusión del núcleo secundario con uno de los gametos se forma la *célula madre del endosperma*, que resulta triploide. El *endosperma* va a constituir un tejido que acumulará sustancias de reserva que el embrión utilizará durante la germinación de la semilla.

Se conocen tres tipos principales de formación del endosperma. En el tipo *nuclear* (*Primula, Malva, Juglans, Malus*, etcétera), se producen al principio una o varias divisiones del núcleo sin formación de nuevas paredes celulares, de modo que se forma un cenocito que puede permanecer como tal o tabicarse más adelante. En el tipo *celular* (*Senecio, Lobelia*, etcétera), cada división de los núcleos va seguida por la aparición de paredes, de modo que el endosperma constituye un tejido en el que algunas células pueden llegar a tener más de un núcleo. El tercer tipo, intermedio entre el nuclear y el celular, se llama *helobial*, porque es frecuente en el orden de las *helobiales*, que incluye plantas como el cucharero (*Echinodorus grandiflorus*), y en otros grupos (*liliáceas, boragináceas*, etcétera). Se caracteriza porque después de ocurrida la primera división del núcleo madre del endosperma se forma una pared celular que separa a los núcleos hijos. Luego se producen cenocitos de ambas células, aunque, generalmente, esto suele ocurrir sólo en la célula que se ubica más cerca de la micrópila.

Las sustancias que acumula el endosperma suelen ser muy variadas: almidón, proteínas (aleurona), hemicelulosas, etcétera. En muchas plantas el endosperma persiste hasta la maduración de la semilla, en tanto que en otras es reabsorbido por el embrión en crecimiento.

Embriogénesis

Producida la fecundación de la oósfera, la *cigota* resultante suele permanecer "en reposo" un período variable antes de comenzar a dividirse. Es frecuente que el endosperma comience a formarse antes que el embrión.

En la familia de los pastos (*gramíneas*) y en las *compuestas* (girasol: *Helianthus annuus*, etcétera) el período de descanso es el más breve. En el arroz (*Oryza sativa*) la primera división ocurre unas 6 horas después de la

fertilización. En el cacao (*Theobroma cacao*) ocurre entre 14 y 15 días después de la conjugación, y en cólchico (*Colchicum autumnale*) hasta 4 ó 5 meses después.

Embrión de dicotiledóneas

En la mayoría de las especies, la primera división del núcleo de la cigota va seguida de la separación por una pared transversal (fig. 140). La célula vecina a la micrópila se llama *basal*, y la más alejada, *terminal*. En el próximo paso la célula terminal se divide, en tanto que la basal puede hacerlo o no. En este último caso puede crecer considerablemente.

De acuerdo con los distintos patrones de división que pueden seguir las células de los proembriones en formación a partir de estas etapas iniciales, se reconocen cinco tipos principales de embriones, pero en este texto sólo se describirá brevemente el *tipo crucífera*, que se estudió, entre otras especies, en la bolsa del pastor (*Capsella bursa-pastoris*), pequeña maleza cosmopolita muy común.

La cigota se divide dando la célula terminal y la basal (fig. 140 *B*). La terminal se divide longitudinalmente y la basal lo hace transversalmente (fig. 140 *C*). Las dos células terminales se vuelven a dividir y aparece una pared celular perpendicular a la primera (estado de cuadrante) (fig. 140 *D*) seguida de una nueva división que origina un octante (fig. 140 *E*). De estas ocho células las cuatro distales originarán los cotiledones y el ápice caulinar y las cuatro proximales darán el hipocótilo.

Las ocho células comienzan a dividirse periclinalmente dando una cabezuela (fig. 140 *F*) cuyas células superficiales originarán el dermatógeno y las centrales serán las iniciales del cuerpo del embrión. Entre tanto, las dos células vecinas a la micrópila se dividirán repetidamente en forma transversal originando el *suspensor*. La célula más próxima a la micrópila se agranda (probablemente para cumplir funciones haustoriales) y la más cercana a la "cabezuela", que se llama *hipófisis* (fig. 140 *G*), sufrirá divisiones y originará células que producirán iniciales de la caliptra y corteza radical y el cuerpo de la misma radícula.

En el proembrión comienzan activas divisiones celulares localizadas de modo que producirán dos abultamientos que originarán los cotiledones (fig. 140 *H*). El hipocótilo y los cotiledones continúan alargándose por multiplicación celular (fig. 140 *I*) y comienzan a observarse hileras de células más

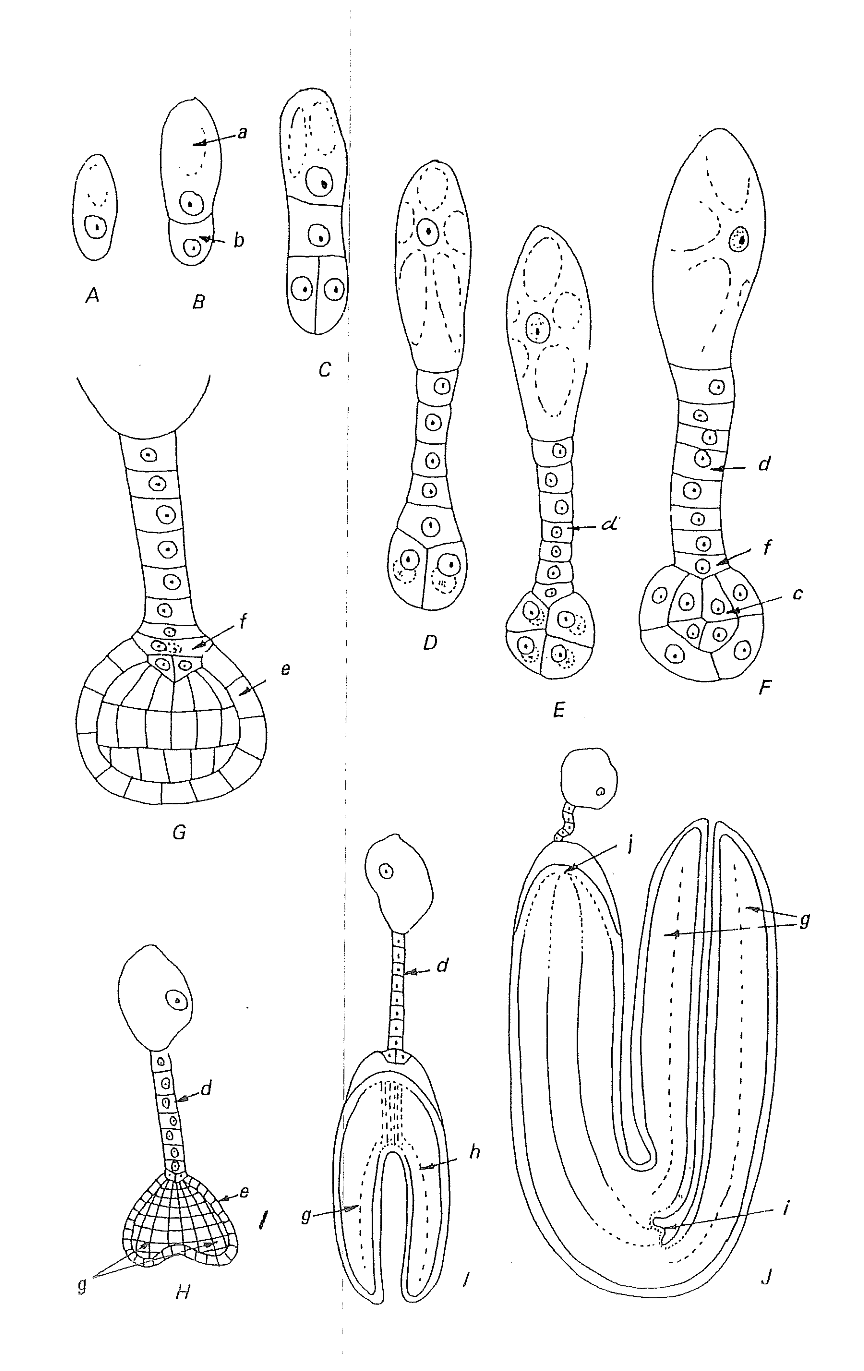


Figura 140. Formación del embrión de una dicotiledónea (tipo crucíferas). La micrópila se ubicaría hacia la parte superior de los dibujos. Los demás tejidos ovulares no se han representado. *A*: cigota; *B*: primera división formando la célula basal (a) y la célula terminal (b); *C*: segunda división; *D*: estado de cuadrante; *E*: estado de octante; *F*: formación de la cabezuela (c) y del suspensor (d); *G*: estado más avanzado donde se advierte el dermatógeno (e) y la hipófisis (f); *H*: comienzo de formación de los cotiledones (g); *I*: embrión más desarrollado mostrando los cotiledones (g) y las bandas procambiales (h); *J*: embrión maduro donde se advierte el ápice caulinar (i) y la radícula (j).

alargadas que constituirán el procámbium que, a su vez, originará más adelante el sistema vascular del embrión. El ápice caulinar se diferencia apenas entre los cotiledones que, como consecuencia del encurvamiento del óvulo, se doblan adquiriendo el aspecto de una herradura (fig. 140 *J*).

Presumiblemente el suspensor actúa empujando al embrión en crecimiento hacia el endosperma. El suspensor ocupa una porción insignificante cuando el embrión y la semilla están maduros.

Embrión de monocotiledóneas

En los primeros momentos de su desarrollo, el embrión de las monocotiledóneas no muestra diferencias esenciales con el de las dicotiledóneas. Cuando llega a una etapa similar a la de la figura 140 *E* las células más alejadas de la micrópila (fig. 141 *B, a*) se dividirán repetidamente dando origen al único cotiledón. Las células *b* originarán el ápice caulinar y el hipocótilo y las *c* y *d* las iniciales de la radícula y la caliptra, respectivamente.

La posición *terminal* del único cotiledón ha sido discutida. En cebolla (*Allium cepa*) el ápice caulinar se diferencia en una escotadura poco profunda que aparece en la base del cotiledón (fig. 141 *C*), pero que luego se va profundizando cuando el borde de la escotadura crece y forma una especie de vaina que termina por rodear al ápice caulinar (fig. 141 *D*).

El embrión de las *gramíneas* es aún más complicado, y la interpretación del mismo será tratada al estudiar la plántula respectiva.

Embriogénesis en las gimnospermas

En las *gimnospermas* la embriogénesis (fig. 142) es muy variable según sea el taxón considerado. En los pinos (*Pinus*) la cigota se divide y dará cuatro células que migran hacia la parte chalazal del arquegonio (fig. 142 *B*), donde vuelven a dividirse produciendo cuatro grupos de células cada uno, dispuestos en planos superpuestos (fig. 142 *C*). Las cuatro células del grupo cercano a la micrópila terminan por desaparecer. Las que le siguen hacia abajo forman la llamada *roseta*. Las del tercer plano formarán el *suspensor* y las restantes producirán el *embrión* y también pueden contribuir a formar parte del *suspensor* (fig. 142 *D*). En realidad, como las cuatro células basales forman cada una un proembrión, al principio comienzan a diferenciarse cuatro proembriones genéticamente iguales (*poliembrionía*) (fig. 142 *E*). Además, como existe la posibilidad de que se fecunde más de un arquegonio, puede ocurrir que comiencen a formarse varios proembriones pero, cuando avanza la diferenciación, aquel proembrión que se halla en mejor disposición de ser nutrido por el protalo desplaza a los demás y los elimina por lo que, típicamente, sólo hay un embrión en cada semilla. Este embrión puede tener un número variable de cotiledones: entre 5 y 18 (fig. 142 *F*).

Resumiendo, puede decirse que todos los embriones maduros constan de

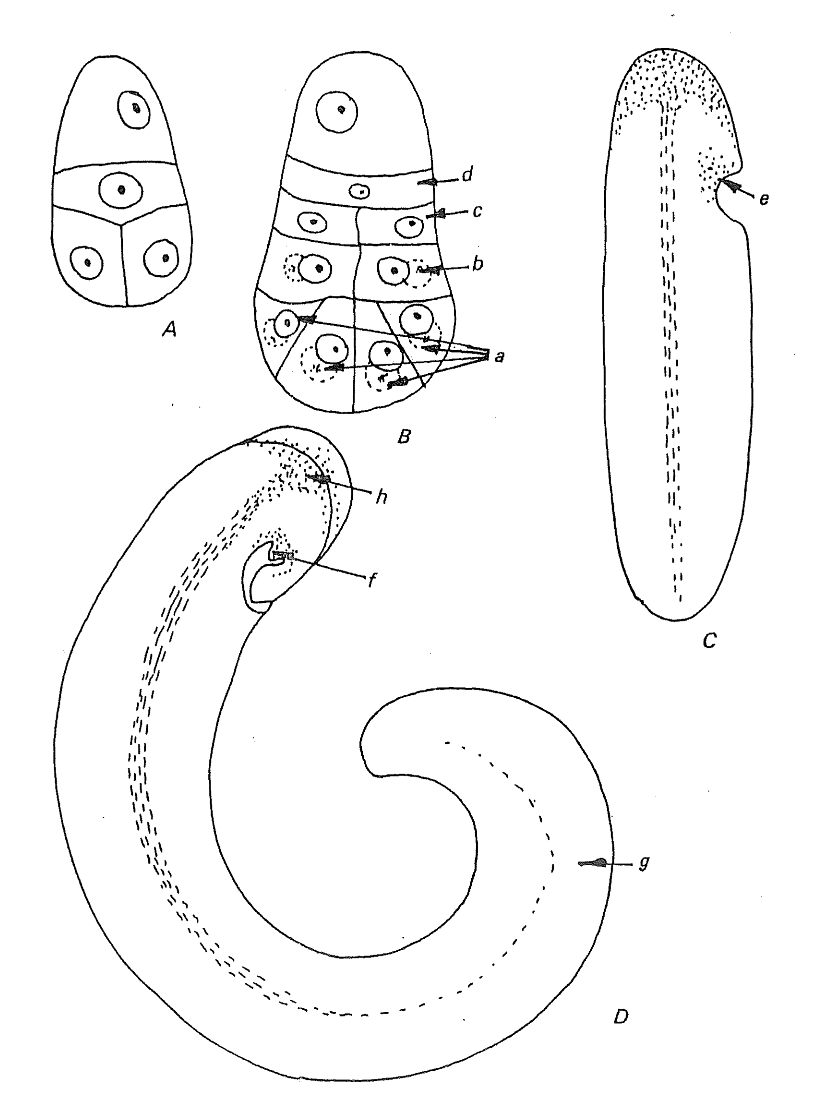


Figura 141. Formación del embrión de una monocotiledónea. *A, B*: proembrión (en la figura B las células *a* originarán el único cotiledón; las *b* el ápice caulinar y el hipocótilo y las *c* y *d* las iniciales de la radícula y caliptra, respectivamente); *C*: embrión de cebolla (*Allium cepa*) en formación mostrando la escotadura (e) donde se formará el ápice caulinar (f); *D*: embrión maduro con el único cotiledón (g) y la radícula (h).

Figura 142. Embriogénesis en *Pinus*. *A*: cigota; *B*: primeras divisiones de la cigota; *C*: formación de cuatro grupos de células dispuestas en planos superpuestos (*a*, células que desaparecerán; *b*, células formadoras de la "roseta"; *c*, células que darán el suspensor; *d*, células que formarán embriones); *D*: el mismo, más avanzado; *E*: formación de cuatro proembriones (*e*), uno de los cuales sobrevivirá. En *f* se señalan los suspensores; *F*: plántula, mostrando muchos cotiledones (*g*).

tres partes principales: el *ápice radical*, el *caulinar* y los (o el) *cotiledones*. En algunas familias de plantas, en especial parásitas o saprófitas, los embriones sólo alcanzan una etapa rudimentaria y, en las *orquídeas*, apenas constituyen una masa de células poco diferenciadas.

Poliembrionía

El fenómeno de la *poliembrionía*, ya mencionado, consiste en la presencia de más de un embrión en una semilla y, en las *angiospermas*, puede ocurrir como consecuencia de la formación de embriones a partir de células del nucelo o de los tegumentos, o de otras células del saco embrionario distintas de la oósfera (sinérgidas y aún de las antípodas) y también puede ser que existan varios sacos embrionarios en un óvulo o que ocurra división de la cigota o del proembrión (clivaje), como se ha descrito para las gimnospermas, aunque esto es raro en las angiospermas, dando embriones "mellizos".

En *Citrus* existe un embrión normal y embriones nucelares (maternos), habiendo diferencias entre ambos. Las plántulas producidas a partir de los embriones nucelares tienen la misma constitución genética que la planta madre y son, por lo tanto, idénticos a ella.

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. II. Organs. E. Arnold. G. Bretaña, pp. 272-291.
Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, pp. 609-615.
——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley, N. York, pp. 8-19.
Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2° ed., Labor. Barcelona-Buenos Aires, pp. 316-329.
Maheshwari, P. (1950): An introduction to the embriology of angiosperms. McGraw Hill, N. York, 453 páginas.
Rutishauser, A. (1982): Introducción a la embriología y biología de la reproducción de las angiospermas. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín. Barcelona-Buenos Aires, pp. 474-488, 500-505.

XIII. FRUTO

Generalidades

Una vez producida la fecundación de los óvulos, y al mismo tiempo en que éstos se van transformando en *semillas*, las hojas carpelares y, muchas veces, órganos extracarpelares, sufren modificaciones más o menos profundas que conducen a la formación del *fruto*. En sentido estricto el fruto es el ovario maduro conteniendo a las semillas. Dicho de otro modo, el fruto es la hoja carpelar desarrollada después de la fecundación de los óvulos y formación de las semillas. Harían excepción los frutos partenocárpicos, es decir, aquellos que carecen de semillas, como en algunos bananos (*Musa paradisiaca*), naranja de ombligo (*Citrus sinensis* v. Washington Navel), ananás (*Ananas*), etcétera.

Las piezas extracarpelares que pueden integrar el fruto son, entre otras, el receptáculo, el tubo floral, brácteas, etcétera, y reciben el nombre de *induvias*, (lat: vestido).

El *receptáculo* interviene en la formación de parte del fruto de la frutilla (*Fragaria*) y en muchos de los que derivan de un ovario ínfero. El *receptáculo común* forma la mayor parte de los siconos (higuera: *Ficus carica*), aunque aquí se trate de una infrutescencia. Las *brácteas* forman parte de los frutos del nogal (*Juglans regia*), el avellano (*Corylus avellana*), el ananás (*Ananas*), este último también una infrutescencia. Los *tépalos* persisten en los frutos de la morera (*Morus*).

La enorme variedad de frutos conocidos hace muy difícil dar una definición sencilla que los abarque a todos.

Mientras el ovario se va transformando en fruto, la parte correspondiente de la hoja carpelar puede sufrir distintas modificaciones y, al madurar, recibe el nombre de *pericarpio*. En éste pueden diferenciarse tres capas diferentes que corresponden a las dos epidermis y al mesófilo de la hoja carpelar. El *epicarpio* es la capa externa del fruto, lo produce la epidermis inferior del carpelo y puede incluir estratos celulares subyacentes a la epidermis. Constituye la "piel" o "cáscara" en sentido vulgar y puede presentar aspecto muy diverso. Es liso, como en el ají (*Capsicum annuum*) y la cereza (*Prunus avium*); recubierto de ceras (*pruina*) como en las uvas (*Vitis*) y ciruelas (*Prunus domestica*); glanduloso en los frutos del género *Citrus* (naranja, pomelo, mandarina); pubescente como en el durazno (*Prunus persica*); con gloquidios (pequeños ganchitos), como en los tréboles de carretilla (*Medicago*

hispida); con espinas, como en el chamico (*Datura ferox*), etcétera.

El *mesocarpio* es producido por el mesófilo de la hoja carpelar y puede alcanzar escaso desarrollo, siendo delgado y seco, como en el grano de maíz (*Zea mays*), o grueso y carnoso, como en del durazno (*Prunus persica*) o la berenjena (*Solanum melongena*) y entonces, a la madurez, almacena diversas sustancias: azúcares, almidón, lípidos, pigmentos diversos, vitaminas, aceites esenciales, etcétera.

El *endocarpio*, producido generalmente por la epidermis superior del carpelo, aunque puede incluir también algunas capas celulares del mesófilo, puede tener consistencia carnosa (uva: *Vitis*); apergaminada (poroto: *Phaseolus vulgaris*); pétrea u ósea, formando un "carozo" esclerenquimático (aceituna: *Olea europaea*; damasco: *Prunus armeniaca*, etcétera) o tener pelos jugosos, como en las especies de *Citrus*, ya citadas.

El término *pericarpio* puede aplicarse también a los frutos derivados de un ovario ínfero, donde el receptáculo o parte del mismo actúa como una envoltura que se suelda a los carpelos formando un *clamidocarpo*.

Clasificación de los frutos

Como las estructuras florales que se van a transformar en fruto pueden ser tan diferentes, y tantas las posibilidades de mayor o menor desarrollo cuali y cuantitativo del pericarpio, es fácil deducir la enorme variación que puede presentarse en los frutos. Esta variabilidad permitió que se propusieran diversas clasificaciones, algunas muy complicadas y, al mismo tiempo, que exista una rica terminología carpológica atendiendo a caracteres específicos. No obstante, y reduciendo el problema a sus términos más sencillos, los frutos pueden clasificarse, según la consistencia final del pericarpio, en dos grandes grupos: *secos* y *carnosos*. Dentro del grupo de los frutos *carnosos* se distinguen aquellos que poseen carozo o *endocarpio* esclerificado y que se llaman *drupas* (lat.: *drupa*: aceituna que empieza a madurar) y los que poseen mesocarpio y endocarpio carnosos o más o menos jugosos: las *bayas* (lat.: *bacca*: nombre común de muchos frutos carnosos o jugosos).

En el grupo de los frutos *secos*, cuyo pericarpio es apergaminado, coriáceo, etc., se distinguen los que se abren a la madurez, permitiendo la salida de las semillas, y que se denominan *cápsulas* (lat.: diminutivo de *capsa*: caja) y aquéllos que no se abren a la madurez: los *aquenios* (gr.: *chainein*: abrirse; *a*: part. privativa; es decir: no me abro).

Esta clasificación, demasiado simplista, requiere una ampliación para atender a la diversidad apuntada más arriba, y para familiarizarse con algunos nombres específicos de uso muy difundido, sobre todo en botánica sistemática.

Ante todo deben distinguirse aquellos frutos que derivan de una sola flor (*frutos monotalámicos*) de los que resultan de la agregación o concrescencia de varios frutos producidos por una inflorescencia (frutos *politalámicos*), resultando entonces una *infrutescencia*.

Dentro de los monotalámicos, las *cápsulas*, en sentido amplio, se dividen en dos grandes grupos: los que derivan de un gineceo unicarpelar, o pluricarpelar pero dialicarpelar, y los que provienen de un gineceo gamocarpelar.

En el primer grupo se destaca, por ser característica en numerosas especies de *leguminosas*, la *legumbre*, unicarpelar y de dehiscencia sutural doble (fig. 143 *a*). El carpelo se abre por el nervio dorsal y los nervios placentarios, de modo que se divide en dos valvas que son, cada una, medio carpelo. La placentación es marginal (arveja: *Pisum sativum*; ceibo: *Erythrina crista-galli*, etcétera). Muchas *legumbres* tienen dehiscencia elástica, arrojando las semillas a considerable distancia (pata de vaca: *Bauhinia candicans*, etcétera).

En el *folículo* (fig. 143 *b*) la dehiscencia es sutural simple, abriéndose por los nervios placentarios, y el carpelo puede ser uniseminado (*Magnolia*) o pluriseminado (espuela de caballero: *Delphinium ajacis*). Algunos autores llaman *plurifolículo* al fruto derivado de un gineceo dialicarpelar, cada uno de cuyos carpelos produce un folículo, como ocurre en *Magnolia, Brachychiton, Firmiana simplex*, etcétera.

Cuando los frutos secos dehiscentes provienen de un gineceo gamocarpelar se presentan distintos casos, según el número de carpelos y el modo de la dehiscencia.

En la *silicua*, que se observa en muchas *crucíferas* (repollo: *Brassica oleracea*; colza: *B. campestris*, etcétera), el fruto es bicarpelar, alargado y con placentación parietal (fig. 143 *c*). La dehiscencia es placentífraga, es decir, se produce por dos fisuras paralelas a las placentas, de modo que las semillas quedan adheridas cierto tiempo a un marco formado por las uniones de los nervios placentarios (*replum*). Además, se forma un falso tabique (*falso disepimento*), también de origen placentario pero no vascularizado. La dehiscencia de la silicua comienza por la parte basal y las valvas se van separando hacia el ápice. La *silícula* (fig. 143 *d*) es una silicua corta, generalmente tan ancha como larga, como se observa en la bolsa de pastor (*Capsella bursa-pastoris*).

Las *cápsulas propiamente dichas* son pluricarpelares y pueden ser muy variadas. Normalmente presentan dehiscencia longitudinal y derivan de ovario súpero o ínfero, y pueden tener de uno a varios lóculos. En las cápsulas *loculicidas* la apertura se produce a lo largo de los nervios carpelares, tanto en los frutos uniloculares (pensamiento: *Viola tricolor*) como en los pluriloculares (lirios: *Iris*, cebolla: *Allium cepa*, etcétera) (fig. 143 *e*).

Cuando la apertura de la cápsula se produce por separación de las paredes carpelares que forman los tabiques de los lóculos, la dehiscencia se llama *septicida* (fig. 143 *f*) y ocurre en la dedalera (*Digitalis purpurea*), cuerno del diablo (*Ibicella lutea*), etcétera.

Otro tipo de apertura es la *septífraga*, donde se rompen los tabiques que forman los lóculos y, además, se abren las valvas carpelares (fig. 143 *g*), como en el chamico (*Datura ferox*), el cedro del país (*Cedrela*), etcétera.

En algunas cápsulas sólo se abren las porciones apicales de los carpelos (dehiscencia *dental*), como ocurre en las clavelinas (*Dianthus*). En otras, como

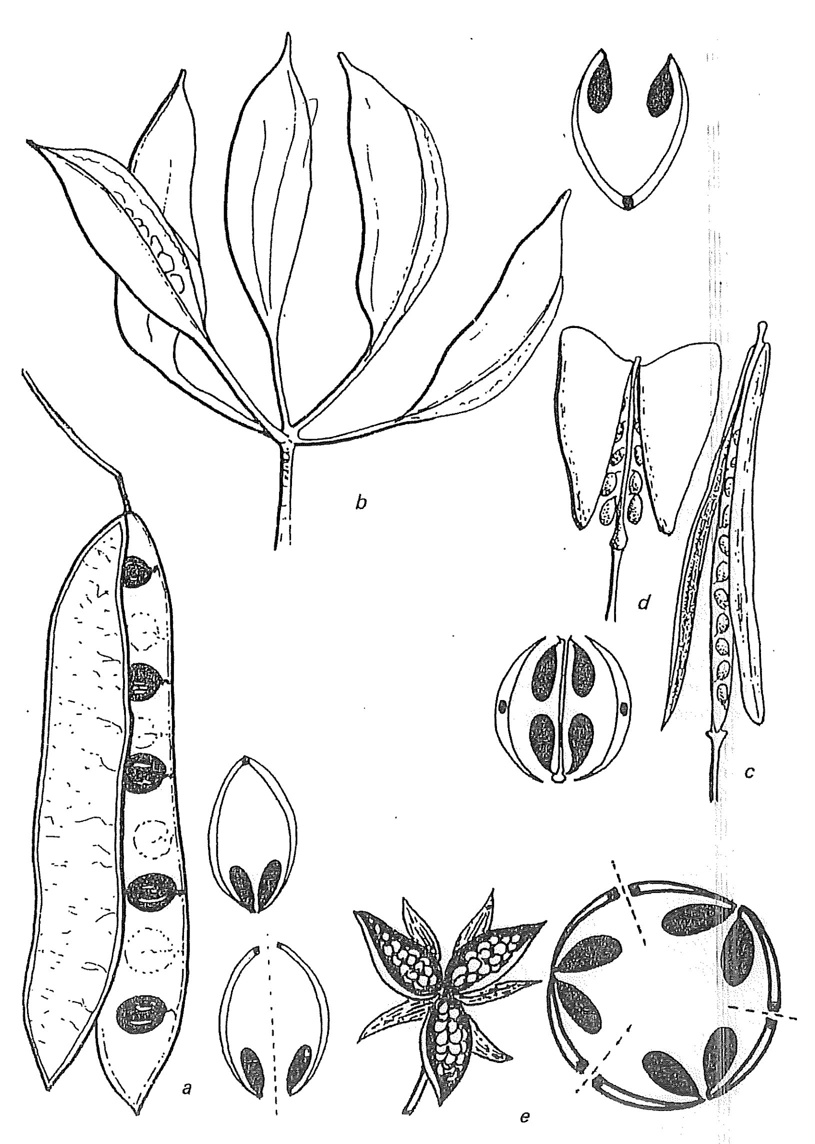
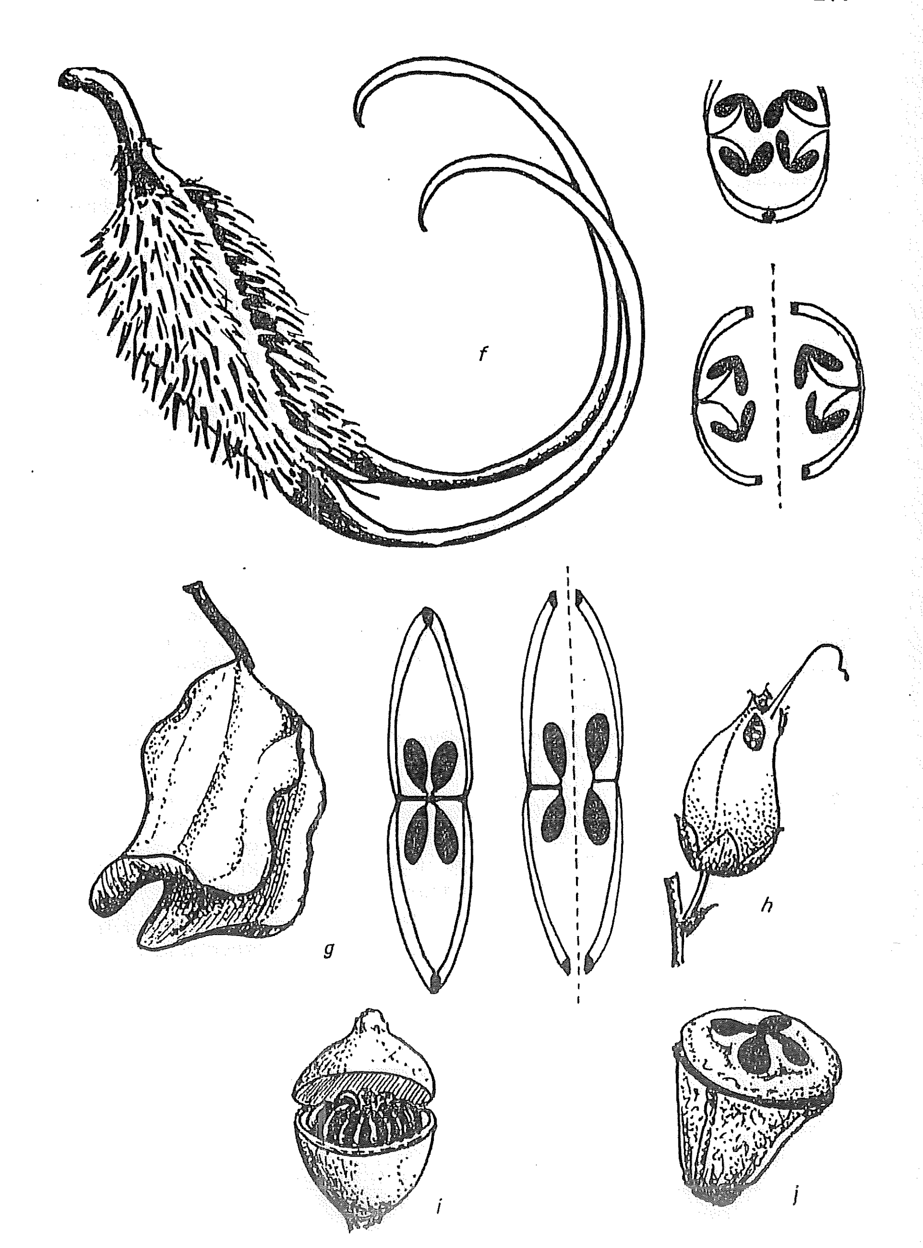


Figura 143. Frutos secos dehiscentes. *a*: legumbre (pata de vaca: *Bauhinia candicans*); *b*: folículo (braquiquito: *Brachychiton populneum*); *c*: silicua (repollo: *Brassica oleracea*); *d*: silícula (*Thlaspi*); *e*: cápsula loculicida (*Viola*); *f*: cápsula septicida (cuerno del diablo: *Ibicella lutea*); *g*: cápsula loculicida y placentífraga (jacarandá: *Jacaranda*); *h*: cápsula poricida (conejito: *Antirrhinum majus*); *i*: cápsula con dehiscencia transversal: pixidio (flor de seda: *Portulaca grandiflora*); *j*: diplotegia (eucalipto: *Eucalyptus*).



en el conejito (*Antirrhinum majus*) o las amapolas (*Papaver*), se abren pequeños agujeros en la parte superior del fruto (dehiscencia *poricida* o *foraminal*) (fig. 143 *h*).

El *pixidio* es una cápsula de dehiscencia transversal (circuncisa) (fig. 143 *i*) como en la flor de seda (*Portulaca grandiflora*) o el llantén (*Plantago*).

La *diplotegia* (fig. 143 *j*) deriva de un ovario ínfero y su dehiscencia se produce de modo valvar por la parte superior del fruto, donde los carpelos no están cubiertos por el receptáculo (*Eucalyptus*).

Los *aquenios*, también en sentido amplio, pueden dividirse en dos grupos: los derivados de flores de ovario súpero y los que provienen de un ovario ínfero.

Entre los primeros está el *aquenio típico* (fig. 144 *a*), generalmente uniseminado y con el pericarpio separado de la semilla (sanguinaria: *Polygonum aviculare*; cípero o cebollín: *Cyperus rotundus*, etcétera). También se incluye aquí a la *legumbre indehiscente*, unicarpelar y generalmente pluriseminada, que se observa en muchas *leguminosas* (*Sesbania*; timbó: *Enterolobium contortisiliquum*, etcétera) (fig. 144 *b*). El nombre de *legumbre indehiscente* resulta poco apropiado, ya que la legumbre típica es dehiscente, pero el uso ha consagrado esta denominación.

En muchas plantas el aquenio presenta una dilatación del pericarpio que adopta la forma de un ala, diseminándose el fruto por el viento (olmo: *Ulmus*; fresnos: *Fraxinus*; tipa: *Tipuana tipu*, etcétera) (fig. 144 *c*) y el fruto se llama *sámara*. A veces se observan dos sámaras unidas (*disámaras*), como en los arces (*Acer*) (fig. 144 *d*), o tres (*trisámaras*), como en muchas *sapindáceas* (*Heteropteris*) (fig. 144 *e*).

El *cariopse*, característico de casi todas las *gramíneas*, es un fruto seco, uniseminado y con el pericarpio soldado a la semilla (fig. 144 *f*).

El *lomento* es otra *legumbre indehiscente* pero que, a la madurez, se fragmenta transversalmente en trozos uniseminados, de modo que se trata de una falsa dehiscencia. Se observa en algunas *leguminosas* (sensitiva: *Mimosa pudica*) y en otras familias de plantas.

Entre los *aquenios de ovario ínfero* merecen mencionarse la nuez, uniseminada, con cáscara dura y semilla grande, como en las bellotas de los robles (*Quercus*) (fig. 144 *g*), la avellana (*Corylus avellana*), etcétera. No deben confundirse con las "nueces" del nogal (*Juglans regia*) que, como se verá, son drupas.

La *cipsela* (fig. 144 *h*) (gr.: caja o cofre) es bicarpelar y uniseminada, y se observa en las *dipsacáceas* (flor de viuda: *Scabiosa atropurpurea*) y, sobre todo, es típica en la familia de las *compuestas* (girasol: *Helianthus annuus*).

El *esquizocarpo* (fig. 144 *i*) está formado por dos o más carpelos unidos que, cuando alcanzan la madurez, se fragmentan en trozos unicarpelares (*monocarpos* o *mericarpos*) uniseminados, como ocurre en las *umbelíferas* (zanahoria: *Daucus carota*; perejil: *Petroselinum crispum*, etcétera) y en otras plantas.

Hay casos particulares en que los aquenios resultan protegidos por el receptáculo cupuliforme y carnoso, como ocurre en el rosal (*Rosa*). Este fruto,

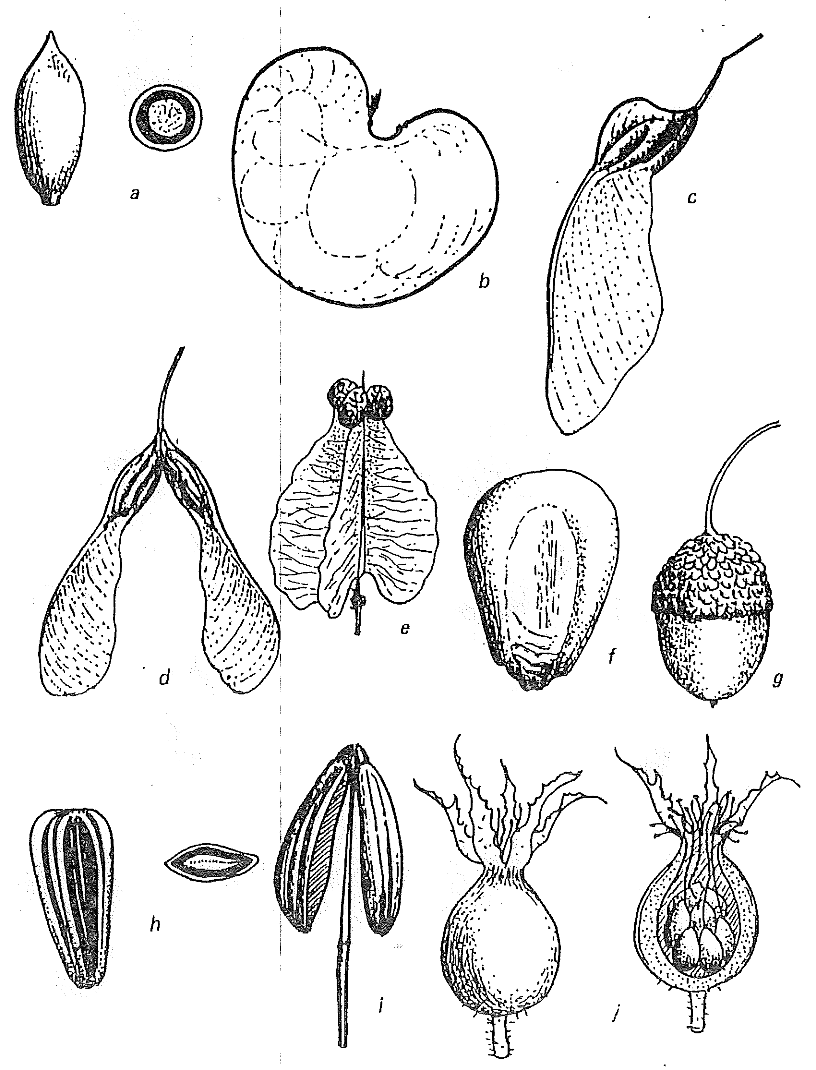


Figura 144. Frutos secos indehiscentes. *a*: aquenio típico (cebollín: *Cyperus rotundus*); *b*: legumbre indehiscente (timbó: *Enterolobium contortisiliquum*); *c*: sámara (tipa: *Tipuana tipu*); *d*: disámara (arce: *Acer negundo*); *e*: trisámara (*Serjania*); *f*: cariopse (maíz: *Zea mays*); *g*: nuez (roble: *Quercus robur*); *h*: cipsela (girasol: *Helianthus annuus*); *i*: esquizocarpo (hinojo: *Foeniculum vulgare*); *j*: cinorrodón (rosal: *Rosa*).

Figura 145. Frutos carnosos. *a*: baya proveniente de ovario súpero (vid: *Vitis*); *b*: baya proveniente de ovario ínfero (banano: *Musa*); *c*: hesperidio (*Citrus*); *d*: melónide (peral: *Pyrus communis*); *e*: pepónide (zapallo: *Cucurbita maxima*); *f*: conocarpo (frutilla: *Fragaria*); *g*: balaústa (granado: *Punica granatum*); *h*: drupa (duraznero: *Prunus persica*); *i*: drupa involucrada (nogal: *Juglans regia*).

aparentemente carnoso, se llama *cinorrodón* (gr.: flor de rosa). Cuando se hace un corte en este fruto se hallan en su interior las que vulgarmente se llaman "semillas" y que son, en realidad, aquenios típicos (fig. 144 *j*).

Dentro del grupo de los frutos carnosos los más comunes son las *bayas*, formadas por uno o varios carpelos y, generalmente, de colores vivos cuando alcanzan la madurez. Muchas bayas derivan de ovario súpero (fig. 145 *a*) (uva: *Vitis*, berenjena: *Solanum melongena*, etcétera) y otras de ovario ínfero (fig. 145 *b*) (tuna: *Opuntia*; banano: *Musa*, etcétera).

Algunas bayas tienen características particulares y por ello reciben nombres especiales. Así, el fruto de las distintas especies del género *Citrus* (naranja, limón, pomelo, etcétera) se llama *hesperidio* (fig. 145 *c*) y está formado por varios carpelos con el epicarpio delgado y glanduloso, el mesocarpio esponjoso y el endocarpio membranoso con numerosos pelos pluricelulares jugosos que constituyen la parte comestible. La placentación es axilar.

El *melónide* o *pomo* (fig. 145 *d*) es caracaterístico del manzano (*Malus sylvestris*), peral (*Pyrus communis*), membrillero (*Cydonia oblonga*), etcétera, y es pluricarpelar y con placentación axilar. Deriva de un ovario ínfero y el endocarpio es papiráceo, en tanto que el mesocarpio y el epicarpio, muy delgados, se sueldan al grueso "receptáculo", que es la parte comestible.

El *pepónide* (fig. 145 *e*) deriva también de un ovario ínfero pero la placentación es parietal y el clamidocarpo se puede presentar esclerificado o carnoso. Son ejemplos el pepino (*Cucumis sativus*), los zapallos (*Cucurbita*), el mate (*Lagenaria vulgaris*), etcétera.

El *conocarpo* es un fruto formado por un receptáculo convexo que crece y se hace carnoso después de la fecundación de los óvulos y donde los carpelos se transforman en aquenios (frutilla: *Fragaria*) (fig. 145 *f*) o bayas (chirimoya: *Annona*).

La *balausta* (fig. 145 *g*) es el fruto del granado (*Punica granatum*) y deriva de un ovario ínfero gamocarpelar, con el pericarpio (clamidocarpo) coriáceo y los carpelos dispuestos en dos verticilos: el inferior con placentación axilar y el superior con placentación parietal. Las numerosas semillas poseen un tegumento carnoso que constituye la parte comestible.

En el grupo de las *drupas* la forma típica es unicarpelar y deriva de un ovario súpero o medio (durazno: *Prunus persica*) (fig. 145 *h*); cereza (*P. avium*, etcétera) pero también pueden resultar de ovarios pluricarpelares (coco: *Cocos nucifera*). Cuando existen varios carozos el fruto se llama *nuculena* (níspero europeo: *Mespilus germanica*).

El fruto del nogal (*Juglans regia*) es una drupa uniseminada derivada de un ovario ínfero y bicarpelar que, además, está revestida por un involucro de brácteas íntimamente soldadas al receptáculo (fig. 145 *i*). Por estas características se la llama *drupa involucrada* y las "nueces" del comercio son despojadas de la parte carnosa, quedando solamente el carozo o endocarpio y la semilla.

Dentro de los *frutos politalámicos* o *infrutescencias* los que poseen mayor interés por su importancia económica son: el *sorosio* (fig. 146 *a*), que consta de un receptáculo común carnoso sobre el cual se asientan bayas, como en el ananás (*Ananas*).

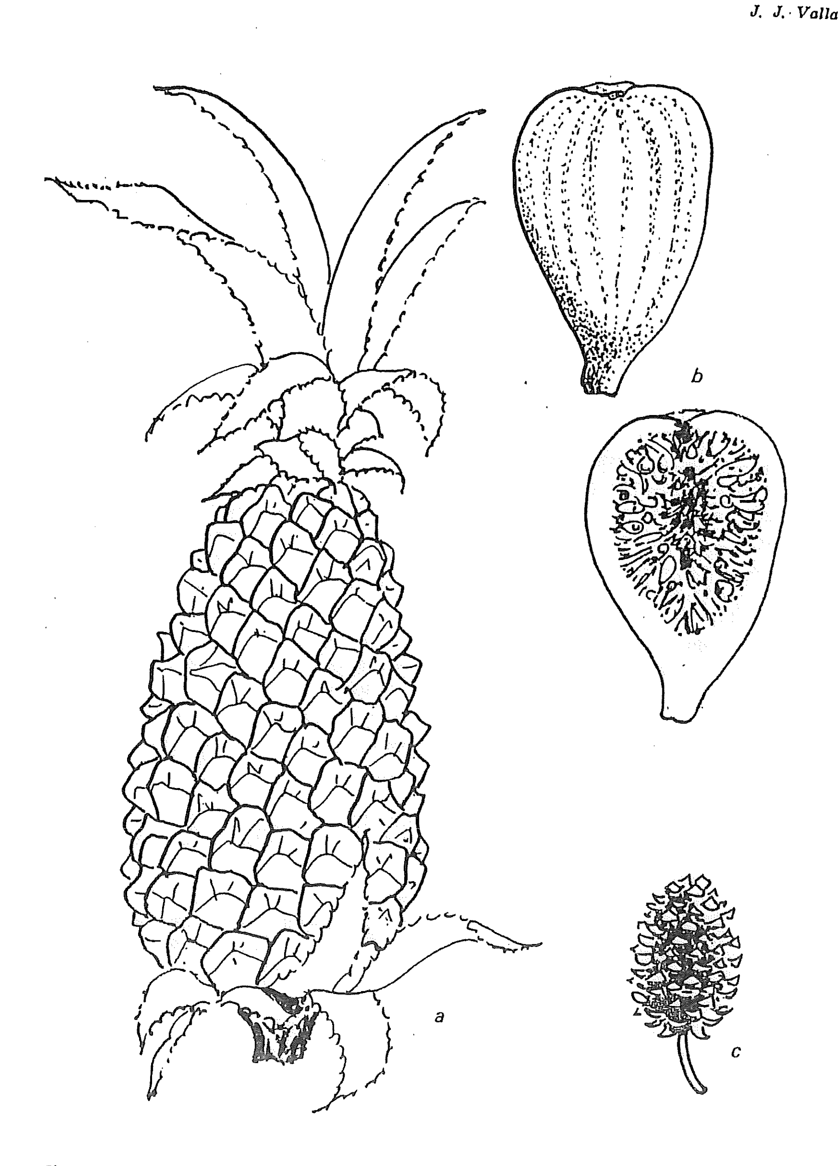


Figura 146. Frutos politalámicos. a: sorosio (ananás: *Ananas comosus*); b: sicono (higuera: *Ficus carica*); c: estróbilo (aliso: *Alnus*).

El *sicono* (fig. 146 *b*), característico del género *Ficus* (higuera común, enamorada del muro, gomeros, etc.), está formado por un receptáculo común, carnoso y acopado, de modo que deja un hueco en su interior y que presenta una abertura apical. Sobre la pared interior se disponen los frutos, que son pequeños aquenios, vulgarmente llamados "semillas".

El *estróbilo* (fig. 146 *c*) caracteriza a muchas *coníferas* y está formado por un eje leñoso sobre el cual se disponen en espiral las brácteas tectrices y/o las escamas ovulíferas, según sea el desarrollo que éstas alcancen durante la maduración de las semillas, protegiéndolas hasta el momento de su liberación. En realidad, no existiendo ovario, el estróbilo debe considerarse un seudofruto. También se observa un estróbilo en los alisos (*Alnus*).

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. II. Organs. E. Arnold. G. Bretaña, pp. 246-264.
Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2º ed., McGraw-Hill. Tokio, pp. 360-369.
Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, pp. 590-608.
——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley. N. York, pp. 314-325.
Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959: Tratado de botánica. 2º ed., Labor. Barcelona — Buenos Aires, pp. 327-334.
Parodi, L. R. (1959): Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Vol. I. ACME. Buenos Aires, pp. 21-24.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5º ed., Marín. Barcelona — Buenos Aires, pp. 506-508.

XIV. LAS SEMILLAS Y LA GERMINACION

Definición

La semilla deriva del óvulo fecundado y, a su madurez, contiene el *embrión* y las *sustancias de reserva* rodeados por el *tegumento seminal* o *episperma*. El embrión se halla en estado de latencia y la ubicación y origen de los tejidos que acumulan las reservas pueden ser variables. También puede ser distinta la posición del embrión.

Los tamaños, formas y colores de las semillas de distintas especies son sumamente variables y estos caracteres tienen valor sistemático en la clasificación de las plantas. Algunas semillas, como las de las *orquídeas*, pesan apenas fracciones de miligramos, mientras que las de algunas palmeras llegan a pesar varios kilogramos.

Los tegumentos del óvulo (*primina* y *secundina*) formarán la cubierta seminal o *episperma*, donde generalmente se observan dos capas: la *testa*, comúnmente derivada de la primina y casi siempre más dura y resistente y, hacia el interior, el *tegmen*, más delgado y producido normalmente por la secundina. Excepcionalmente algunas semillas carecen de tegumento (*Crinum*) y la parte exterior de la misma está formada por las primeras capas del endosperma.

Los tejidos tegumentarios del óvulo sufren modificaciones más o menos profundas según sean las especies consideradas, y algunos casos particulares serán tratados más adelante.

Cuando se examina una semilla de poroto (*Phaseolus vulgaris*) (fig. 147) puede notarse la cicatriz de forma más o menos oval que deja el funículo al desprenderse. Esta región se llama *hilo.* En otras especies, el hilo puede presentar formas diversas y ser más o menos notable. En el poroto puede observarse, cerca del hilo, una pequeña depresión puntiforme que corresponde a la micrópila del óvulo. Muy cerca de la micrópila aparecerá la radícula en el momento de la germinación.

En las semillas provenientes de óvulos anátropos puede verse muchas veces, como se dijo al tratar los óvulos, un reborde que resulta de la soldadura del funículo con el cuerpo del óvulo. Este resalto se llama *rafe* y por el mismo corre el hacecillo que nutría al óvulo y a la semilla cuando ésta se hallaba en formación. Cuando el rafe está ubicado hacia la placenta, se dice que es *ventral.* Si se sitúa en el lado contrario a aquélla, es *dorsal.*

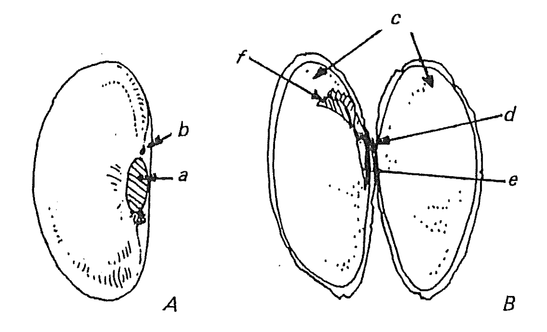


Figura 147. Semilla de poroto (*Phaseolus vulgaris*). *A*: semilla entera; *B*: la misma, abierta, mostrando el embrión. Referencias: *a*, hilo; *b*, micrópila; *c*, cotiledones; *d*, nudo cotiledonar; *e*, radícula; *f*, plúmula.

Cuando se quita el tegumento seminal queda a la vista el *embrión*, formado por dos cotiledones masivos que se unen al *talluelo* en el *nudo cotiledonar*. Si se separan los cotiledones puede verse que, por encima del nudo cotiledonar, hay unas hojitas muy pequeñas que protegen al meristema apical del talluelo, constituyendo la *plúmula* o *gémula*. También puede observarse la *radícula*, que producirá la raíz primaria, y que apunta hacia la micrópila.

El nucelo suele quedar reducido a unas pocas capas de células aplastadas, o a simples restos celulares, pero en algunos grupos de plantas (*cariofiláceas, ninfeáceas*, pimienta: *Piper nigrum*; cafeto: *Coffea arabica*, etcétera) puede crecer durante la maduración de las semillas formando un tejido de reserva, llamado *perisperma*. Las semillas que poseen, al menos en parte, este tipo de tejido de reserva, se llaman *perispermadas*.

Como ya se expuso, el *endosperma*, originado por la fusión del núcleo secundario del óvulo con uno de los gametos masculinos, puede persistir en la semilla madura (*gramíneas, palmeras* y la mayoría de las monocotiledóneas, así como en muchas dicotiledóneas: *umbelíferas, euforbiáceas*, etcétera), o ser absorbido pronto por el embrión en crecimiento y entonces las reservas seminales se acumulan en él (muchas *leguminosas*: poroto: *Phaseolus vulgaris*; arveja: *Pisum sativum*, etcétera; *cucurbitáceas, compuestas*, etcétera).

En el caso de acumularse las reservas en el endosperma o albumen, las semillas se llaman *endospermadas* o *albuminadas* y si lo hacen en el embrión, por lo común en sus cotiledones, se llaman *exalbuminadas*.

Recordando el origen de cada una de estas partes de la semilla, se pone de relieve que en las perispermadas las reservas son diploides y de origen exclusivamente materno, ya que derivan de la parte esporofítica (*nucelo*). El endosperma es triploide, habiendo recibido dos juegos de cromosomas maternos (provenientes del núcleo secundario) y un juego paterno de uno de los gametos. Cuando las reservas se hallan en el embrión su constitución también es diploide, pero uno de los juegos de cromosomas proviene de la oósfera (materno) y el otro es paterno y aportado por el otro gameto.

Queda por considerar el caso de las semillas de las *gimnospermas*, en las que el nucelo puede ser reabsorbido durante la formación del protalo y donde no ocurre doble fecundación. En estas semillas las reservas se acumulan en el protalo, y se llaman entonces *protaladas*, siendo haploides y maternas. Algunos autores llaman a estas reservas *endosperma primario*, para no confundirlas con el endosperma de las angiospermas, que es de origen sexual.

Si bien los embriones de las *gimnospermas* pueden contener algunas reservas, éstas son insignificantes comparadas con el desarrollo masivo del protalo, que ocurre muchas veces antes de producirse la fecundación de la oósfera. Algunas de estas semillas tienen valor alimenticio, como las de *Araucaria*, pino piñonero (*Pinus pinea*), etcétera.

La acumulación de sustancias de reserva en las semillas y el hecho de tener, por lo general, un bajo porcentaje de agua, les da a muchas de ellas un alto valor económico, porque se pueden almacenar largo tiempo sin los inconvenientes que presentan otros productos alimenticios muy ricos en agua (frutas, hortalizas, etcétera), cuya preservación es muy difícil o costosa.

En muchos casos (cereales, *umbelíferas, compuestas*, etcétera), las llamadas "semillas" en lenguaje vulgar son, en realidad, frutos. No obstante la salvedad, en casi todos ellos la parte económicamente más importante sigue siendo la semilla, ya que el pericarpio resulta generalmente seco y sólo cumple funciones protectoras o contribuye a la diseminación.

Anatomía de la semilla

El tegumento seminal puede estar más o menos profundamente modificado con respecto a las cubiertas del óvulo que le dieron origen y puede cumplir funciones de protección, contribuir a la dispersión, a la absorción del agua, etcétera. En algunas semillas se puede observar la presencia de un *arilo* o tegumento adicional cuyo origen puede ser variable. En el irupé (*Victoria cruziana*) y en los nenúfares (*Nymphaea*), es un repliegue formado a partir del funículo y que, envolviendo al resto de la semilla, forma una especie de flotador por acumulación de gases entre el arilo y los demás tegumentos seminales. De este modo, la semilla puede flotar y ser arrastrada por las corrientes de agua. En la nuez moscada (*Myristica fragans*), el arilo se forma en torno a la micrópila y llega a cubrir casi toda la semilla con un tejido de color rojizo que sirve como atractivo, favoreciendo la diseminación endozoica. Este arilo se comercializa con el nombre de *macis*, empleándoselo para obtener un aceite esencial usado en perfumería y como condimento.

También constituyen arilos las *carúnculas* de las semillas del ricino (*Ri-*

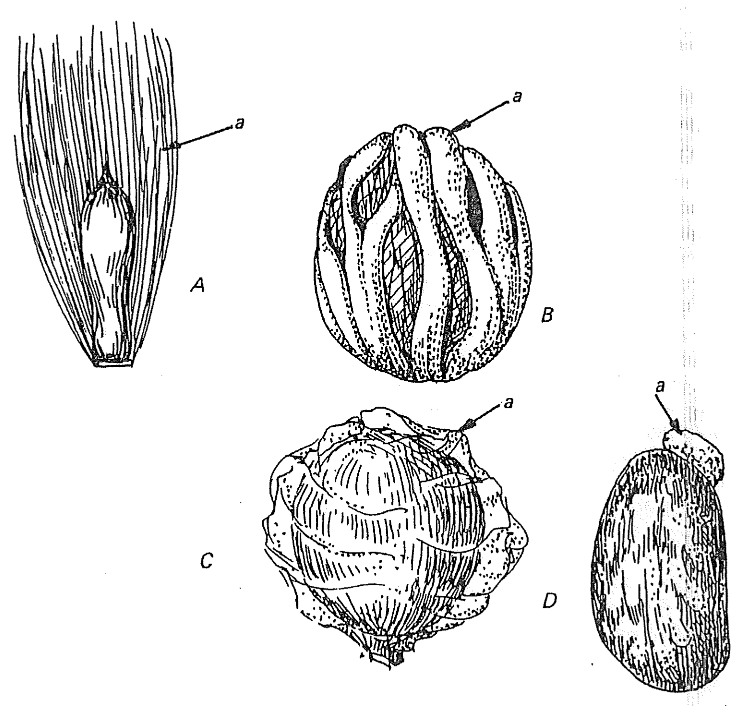


Figura 148. Arilos (a) de *A*: sauce (*Salix*); *B*: nuez moscada (*Myristica fragans*); *C*: irupé (*Victoria cruziana*); *D*: ricino (*Ricinus communis*).

cinus communis) y las pilosidades de las semillas de los sauces (*Salix*) y álamos (*Populus*). De un modo u otro, los arilos sirven para la diseminación (fig. 148, *A, B, C, D*).

En la mayoría de las *espermatófitas*, el tegumento seminal es seco, pero hay excepciones a esta regla. En *Ginkgo biloba* y otras *gimnospermas* la parte externa del único tegumento es carnosa y la interna esclerificada, de modo que la semilla es drupiforme. En el granado (*Punica granatum*), la parte carnosa y comestible está también constituida por el tegumento seminal.

En muchas especies, sobre todo de valor económico, se realizaron estudios de la ontogenia de la cubierta seminal a partir de los tegumentos del óvulo. En las *crucíferas*, cuyas semillas poseen gruesos tegumentos, la capa más externa está constituida por células que contienen mucílagos. Cuando estas semillas se ponen en condiciones de germinación, los mucílagos contribuyen a la absorción y retención del agua. Fenómenos parecidos se presentan en la cubierta seminal de muchas semillas: lino (*Linum usitatissimum*), *leguminosas* (*Prosopis, Acacia*), etcétera.

Es muy frecuente que las células tegumentarias de las semillas posean diversos pigmentos y muchas de ellas tienen valor como objetos decorativos. Estos colores suelen resultar atractivos para algunos animales que las comen y luego diseminan de manera endozoica.

También es común que las capas celulares más externas de las semillas se transformen en esclereidas con paredes desigualmente engrosadas y con cutícula muy notable (muchas *leguminosas*, por ejemplo). Estas semillas, llamadas *duras*, son muy impermeables al agua y, para poder germinar, requieren un tratamiento abrasivo que puede realizarse de modos diversos: por inmersión breve en agua hirviente, tratamiento con ácido sulfúrico, raspado con tela esmeril, agitación con arena cuarzosa de bordes agudos, etcétera. El procedimiento se llama *escarificación* y ocurre naturalmente por acción microbiana o al ser arrastradas las semillas por el agua o el viento, con lo cual pueden germinar después de cierto tiempo y generalmente lejos de la planta madre. La presencia de un alto porcentaje de semillas "duras" en muestras frescas de semilla de alfalfa (*Medicago sativa*) explica el hecho de que, muchas veces, germinan mejor las semillas más viejas cuyas cubiertas seminales han perdido parte de esas características. Mediante selección genética se ha logrado que muchas especies de *leguminosas* de alto valor económico hayan perdido esta característica de poseer semillas "duras" y, de este modo, se asegura una germinación rápida y uniforme en esos cultivos. En otras especies de esta familia, sobre todo algunas forestales valiosas, el proceso de escarificación es indispensable para lograr una germinación uniforme de los almácigos. La extrema dureza de algunas de estas semillas y su casi total incapacidad para absorber el agua hace que su peso resulte prácticamente invariable, a tal punto que en la antigüedad algunas de ellas se usaron como pesas para metales muy valiosos.

Además, en estas semillas, la región hilar actúa como una válvula, permitiendo la salida del agua contenida en el interior de la semilla pero cerrándose cuando el aire exterior es muy húmedo. De esta manera, el contenido de agua de la semilla es muy bajo y su longevidad muy grande, pudiendo ser mayor que un siglo en algunas especies.

Cuando las semillas están protegidas por un pericarpio consistente, como en las drupas, cipselas, cariopses, etcétera, los tegumentos seminales suelen ser delgados o poco desarrollados.

Cuando existe endosperma los materiales de reserva pueden ser, como se ha dicho, muy variados en su consistencia y composición química. El almidón es una de las sustancias muy comunes, lo mismo que otros polisacáridos (hemicelulosas, etcétera), que suelen hallarse en las paredes celulares, como ocurre en la palmera cuyo endosperma proporciona el marfil vegetal (*Phytelephas macrocarpa*).

En los cereales (trigo: *Triticum*, etcétera) (fig. 149), la primera capa de células del endosperma almacena una proteína llamada *aleurona* y el resto del endosperma, con el cual se fabrica la harina blanca, contiene almidón y un

Figura 149. Estructura anatómica del cariopse de gramíneas (*Triticum*). *A*: corte longitudinal del cariopse mostrando la posición del embrión; *B*: corte transversal hecho a la altura de la línea de puntos; *C*: detalle del sector recuadrado en B. Referencias: *a*, pericarpo; *b*, endosperma; *c*, embrión; *d*, restos del nucelo; *e*, capa aleuronífera; *f*, capa amilífera.

porcentaje variable de otra proteína muy valiosa, el *gluten*, que confiere a las harinas las características que permiten elaborar masas consistentes y plásticas en la industria panadera, fideera, etcétera. La presencia del gluten hace que las burbujas de anhídrido carbónico, producidas por la fermentación de los monosacáridos llevada a cabo por las levaduras, queden retenidas en la masa. Cuando ésta es horneada los gases se dilatan y la masa resulta esponjosa. La calidad de las harinas de trigo está condicionada al tipo de *gluten* que posean.

También es frecuente en el endosperma de muchas semillas la presencia de aceites y proteínas aunque, más comúnmente, los lípidos se acumulan en los embriones, principalmente en los cotiledones de las semillas exalbuminadas (girasol: *Helianthus annuus*; maní: *Arachis hypogaea*, y otras plantas oleaginosas). En la nuez de pecán (*Carya illinoensis*), el contenido de aceite puede llegar hasta un 70% del peso seco de la semilla.

También pueden acumularse en los embriones proteínas muy valiosas, como ocurre en los cotiledones de muchas *leguminosas*; soja (*Glycine max*), porotos (*Phaseolus*), arveja (*Pisum sativum*); lenteja (*Lens culinaris*), etcétera y el consumo de las semillas de estas plantas puede reemplazar en muchos casos al de las proteínas de origen animal.

Un caso curioso se observa en el cocotero (*Cocos nucifera*), cuyo endosperma es parcialmente líquido (leche de coco). El resto del endosperma, que resulta sólido, es muy rico en aceite, y una vez secado al aire, se conoce comercialmente como *copra*.

Las reservas acumuladas por las semillas son consumidas por el embrión en crecimiento durante la germinación.

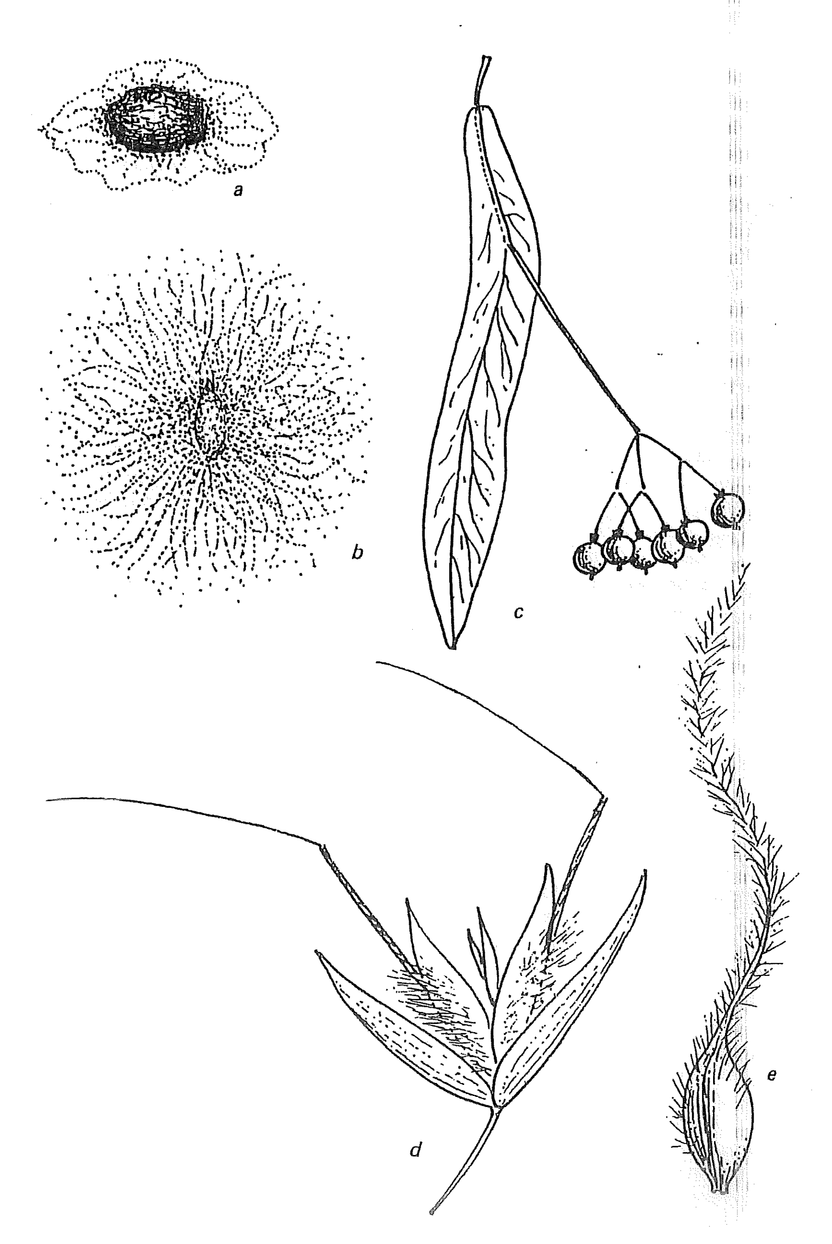
Dispersión de las semillas y los frutos

La dispersión de las semillas y los frutos, que los aleja de la planta madre y los separa entre sí, con lo cual se evita la competencia entre las plántulas al tiempo que se ofrece la posibilidad de ocupar un territorio más amplio, puede llevarse a cabo de distintas maneras.

En algunos casos, la dispersión es producida por la dehiscencia elástica del fruto, que proyecta a las semillas a distancias a veces considerables, como en algunas especies de *Oxalis* y en muchas *leguminosas*. En la pata de vaca (*Bauhinia candicans*), la dehiscencia de las legumbres produce un ruido bien perceptible y las semillas pueden ser arrojadas a más de diez metros. También tienen dehiscencia elástica los frutos de brincos (*Impatiens*), que por ello reciben ese nombre vulgar, y los frutos de algunas *crucíferas* (*Cardamine*) y otras plantas.

La dispersión por el viento es muy frecuente, para lo cual las semillas y frutos muestran distintas adaptaciones. Las semillas muy diminutas, como las de las *orquídeas* y otras plantas, pueden ser arrastradas aún por corrientes de aire muy débiles.

En especies con semillas más grandes, éstas pueden tener el episperma



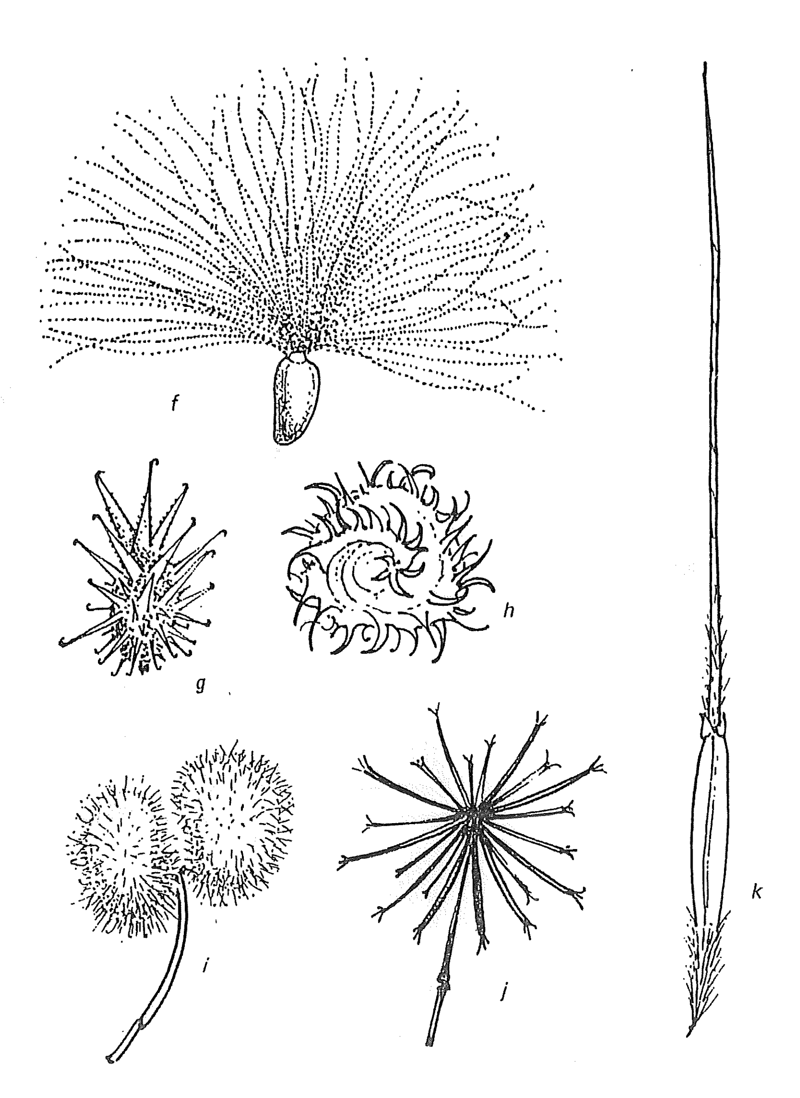


Figura 150. Adaptaciones de los frutos y semillas para su dispersión. *a*: semilla alada de jacarandá (*Jacaranda*); *b*: semilla pilosa de algodonero (*Gossypium hirsutum*); *c*: frutos bracteados del tilo (*Tilia*); *d*: espiguilla de gramínea con glumelas pilosas y arista retorcida (*Avena*); *e*: aquenio plumoso de *Clematis*; *f*: cipsela con papus o vilano ("panadero") de cardo de Castilla (*Cynara cardunculus*); *g*: induvias ganchudas del abrojo grande (*Xanthium cavanillesii*); *h*: legumbre espiralada y ganchuda (con gloquidios) del trébol de carretilla (*Medicago*); *i*: frutos pilosos adherentes de pega-pega (*Galium aparine*); *j*: cipselas aristadas y adherentes del amor seco (*Bidens subalternans*); *k*: antecio fusiforme de flechilla (*Stipa*).

dilatado en forma de ala, como en el jacarandá (*Jacaranda*), y en el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) (fig. 150 *a*) o tener pelos como en el algodonero (*Gossypium hirsutum*) (fig. 150 *b*), en el clavel del aire (*Tillandsia aeranthos*), en los sauces (*Salix*), en los álamos (*Populus*), etcétera.

Algunas especies no tienen semillas adaptadas especialmente para ser diseminadas por el viento, pero sus frutos tienen una dehiscencia especial (en general poricida o apical) y sólo dejan escapar sus semillas al ser sacudidas las plantas por vientos muy fuertes (conejito: *Antirrhinum majus*; amapolas: *Papaver*, etcétera). En otras especies, la planta adulta muere y es arrancada por el viento, que la echa a rodar (yuyos bola), esparciendo las semillas, como ocurre con el cardo ruso (*Salsola kali*), la morenita (*Kochia scoparia*) en muchas *gramíneas* (pajas voladoras), etcétera.

Entre los frutos que pueden ser transportados por el viento se observan muchas adaptaciones. Son frecuentes las sámaras, ya descritas. A veces intervienen partes distintas al pericarpio, como pueden ser las brácteas del tilo (*Tilia*) (fig. 150 *c*) o de la flor de viuda (*Scabiosa atropurpurea*); sépalos persistentes, en la lengua de vaca (*Rumex crispus*), glumas y glumelas pilosas en muchas *gramíneas* (fig. 150 *d*); los estilos alargados y plumosos, como en algunos *Clematis* (fig. 150 *e*); *Anemone*, etcétera. En la familia de las *compuestas* (diversos cardos, como *Cirsium vulgare, Carduus acanthoides, Cynara cardunculus*, etcétera, el diente de león – *Taraxacum officinale*–, la cerraja – *Sonchus oleraceus*– etcétera), son muy frecuentes las modificaciones del cáliz (*papus*) que adopta la forma de un paracaídas plumoso, comúnmente conocido como "panadero" y que puede transportar al fruto a largas distancias (fig. 150 *f*).

La dispersión por medio de los animales puede llevarse a cabo de varias maneras: en muchos casos es endozoica y los frutos o semillas son comidos por pájaros o mamíferos, cayendo con los excrementos, a veces a grandes distancias de su lugar de origen. Esto ocurre con el tala (*Celtis tala*), el agarrapalo (*Ficus monckii*), la anacahuita (*Blepharocalyx tweediei*), los algarrobos (*Prosopis*), etcétera, lo mismo que con muchas malezas. En muchas especies, los frutos y las semillas tienen colores vistosos que atraen especialmente a los pájaros.

En otros casos, las semillas o los frutos se adhieren a la superficie externa de los animales por medio de pelos, ganchos, sustancias pegajosas, etcétera, como en los abrojos (*Xanthium*) (fig. 150 *g*), trébol de carretilla (*Medicago hispida*) (fig. 150 *h*), pega-pega (*Galium aparine*) (fig. 150 *i*), amor seco (*Bidens*) (fig. 150 *j*), flechillas (*Stipa*) (fig. 150 *k*), cuerno del diablo (*Ibicella lutea*), etcétera.

Las semillas y frutos de muchas plantas acuáticas se adhieren, junto con el barro, a las patas de las aves y así pueden ser transportadas a grandes distancias. También pueden adherirse, junto con el barro, a las ruedas de diversos medios de transporte y aún al calzado de las personas. Las semillas y frutos de malezas, y aún de plantas cultivadas, pueden ser llevados de un campo a otro por las máquinas cosechadoras y otros útiles de labranza.

El agua es un agente importante de dispersión, ya que muchos frutos y

semillas flotan largo tiempo. Se difunden de esta manera algunas especies de arroz (*Oryza*) y otras *gramíneas* y *ciperáceas* palustres; la flecha de agua (*Sagitaria montevidensis*), el cocotero (*Cocos nucifera*), las *ninfeáceas* (*Nymphaea, Victoria*, etcétera) y muchas plantas comunes en las orillas de ríos, lagunas y mares.

Algunas plantas poseen frutos que se desarrollan bajo la superficie del suelo, como el maní (*Arachis hypogaea*) o el trébol subterráneo (*Trifolium subterraneum*), en tanto que otras presentan el fenómeno de *anficarpía*, en que algunos frutos maduran en forma aérea y otros, en la misma planta, en la parte subterránea, como en la *crucífera Cardamine chenopodiifolia*, pequeña hierba común en la ribera platense.

Naturalmente, el hombre, en forma deliberada y mediante el cultivo, o accidentalmente, al sembrar especies cuyas semillas se hallan mezcladas con las de otras, en especial malezas, contribuye mucho a la difusión de muchas especies, algunas muy indeseables.

Germinación

En las plantas con semilla el embrión se halla en estado de vida latente y, cuando se reanuda su crecimiento, se dice que la semilla *germina*, originándose una *plántula*.

Para que se produzca el fenómeno de la germinación es indispensable la reunión de diversos factores intrínsecos, propios de la semilla, y extrínsecos, relativos al ambiente que las rodea.

Sin considerar aquí los numerosos fenómenos fisiológicos que pueden inhibir la germinación (dormición de las semillas, tegumentos impermeables, mayor o menor desarrollo del embrión, etcétera) y atendiendo sólo a los casos más corrientes, conviene hacer notar que las semillas deben hallarse generalmente intactas. En muchos casos, pueden germinar aquellas semillas cuyo embrión y sustancias de reserva se hallan parcialmente dañados por parásitos o por factores adversos que se dieron durante su conservación, pero siempre que no se hayan afectado partes vitales de las mismas.

Los factores externos más importantes que deben concurrir para la germinación son: la temperatura, una adecuada provisión de agua y aire en cantidad suficiente.

La temperatura óptima para que el fenómeno se lleve a cabo varía según las especies. Cada una tiene una temperatura máxima y otra mínima en donde la germinación es imposible. Estos valores, así como los de temperatura óptima, pueden determinarse en forma experimental.

La disponibilidad de agua en cantidad suficiente es un factor muy importante ya que, en primer lugar, para que se produzca la germinación deben activarse los sistemas enzimáticos y los orgánulos preexistentes, lo que requiere un estado de hidratación mayor que el de las semillas secas. Además, el embrión en crecimiento requerirá cantidades crecientes de agua para que sus células comiencen a multiplicarse y alargarse activamente. Como estos fenóme-

nos metabólicos presuponen, en la mayoría de los casos, una activa respiración, la presencia del aire es casi siempre indispensable.

Algunas semillas, sobre todo recientemente cosechadas, requieren luz para poder germinar (semillas *fotoblásticamente positivas*), como ocurre con algunas variedades de lechuga (*Lactuca sativa*), primaveras (*Primula*), etcétera. Otras (*fotoblásticamente negativas*), como *Phacelia tanacetifolia*, germinan mejor en la oscuridad.

El tiempo empleado para que se evidencie el comienzo de la germinación, siendo óptimas todas las condiciones, puede ser muy variable, ya que se trata de un carácter específico.

Durante la germinación se produce la degradación de las sustancias de reserva acumuladas en la semilla y estos materiales, así como la energía almacenada en ellos, se consumen total o parcialmente en el crecimiento del embrión.

Aquellas semillas cuyas sustancias de reserva se hallan en el embrión (exalbuminadas) suelen germinar más rápidamente que las que poseen endosperma o perisperma.

Plántulas de dicotiledóneas

Cuando se pone a germinar una semilla de poroto (*Phaseolus vulgaris*) se advierte que se hincha como consecuencia de la absorción de agua, y poco después, la radícula asoma muy cerca de la zona micropilar originando la *raíz primaria*. El *hipocótilo*, que es la parte del tallo ubicada por debajo del nudo cotiledonar, crece considerablemente, elevando a los cotiledones por encima de la superficie del suelo (cotiledones *epígeos*) (fig. 151 *A*). El tegumento seminal es rasgado y entonces los cotiledones se separan, permitiendo el crecimiento de la plúmula. El entrenudo comprendido entre los cotiledones y el primer par de hojas juveniles (*protofilos*) se llama *epicótilo*. En el poroto, los protofilos son hojas simples y las que se producen luego (*nomofilos*) son trifolioladas. Los cotiledones pueden volverse verdes y hacer fotosíntesis durante cierto tiempo, hasta que se marchitan y caen.

En la arveja (*Pisum sativum*) (fig. 151 *B*) el crecimiento del hipocótilo es muy reducido, por lo cual los cotiledones quedan bajo la superficie de la tierra (cotiledones *hipógeos*), en tanto que el epicótilo se desarrolla hasta llevar a la plúmula hasta la superficie del suelo. También en esta especie, puede observarse una gran variación de la morfología foliar de los protofilos hasta que aparecen los nomofilos característicos de la planta adulta. En la arveja los cotiledones sólo cumplen función de reserva.

La persistencia de los cotiledones es variable según sean las especies. En algunas duran unos pocos días, pero en otras pueden sobrevivir largo tiempo. Como dato curioso puede mencionarse una especie del género *Streptocarpus* (*gesneriáceas*), cuyo ápice caulinar muere naturalmente y un único cotiledón

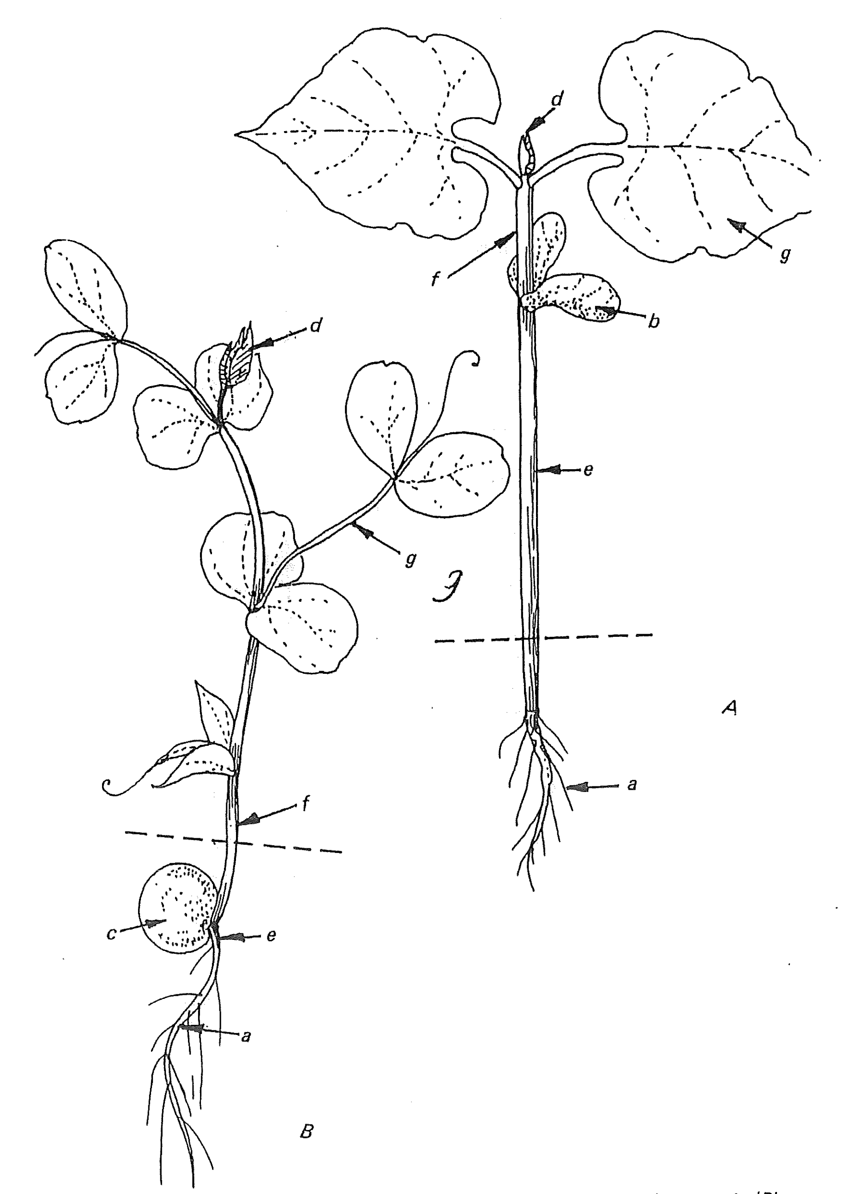


Figura 151. Plántulas de dicotiledóneas. *A*: poroto (*Phaseolus vulgaris*); *B*: arveja (*Pisum sativum*). Referencias: *a*, raíz primaria; *b*, cotiledones epígeos; *c*, semilla con cotiledones hipógeos; *d*, ápice caulinar; *e*, hipocótilo; *f*, epicótilo; *g*, hojas juveniles (protofilos).

sobrevive durante toda la vida de la planta, pudiendo alcanzar a medir hasta 30 cm de largo.

El hipocótilo también puede alcanzar cierto desarrollo y hasta acumular sustancias de reserva, como ocurre en el rabanito (*Raphanus sativus*), constituyendo un verdadero tubérculo (fig. 152).

La forma de los cotiledones también puede ser muy variable, así como su disposición dentro de la semilla, ofreciendo muchas veces estos caracteres un valioso elemento diagnóstico en botánica sistemática.

Plántula de monocotiledóneas

Las plántulas de algunas *monocotiledóneas* (cebolla: *Allium cepa; Yucca*, etc.) provienen de semillas endospermadas y, generalmente, el embrión se halla rodeado por el endosperma. Durante la germinación (fig. 153) el cotiledón único se alarga considerablemente empujando a la radícula hasta que ésta

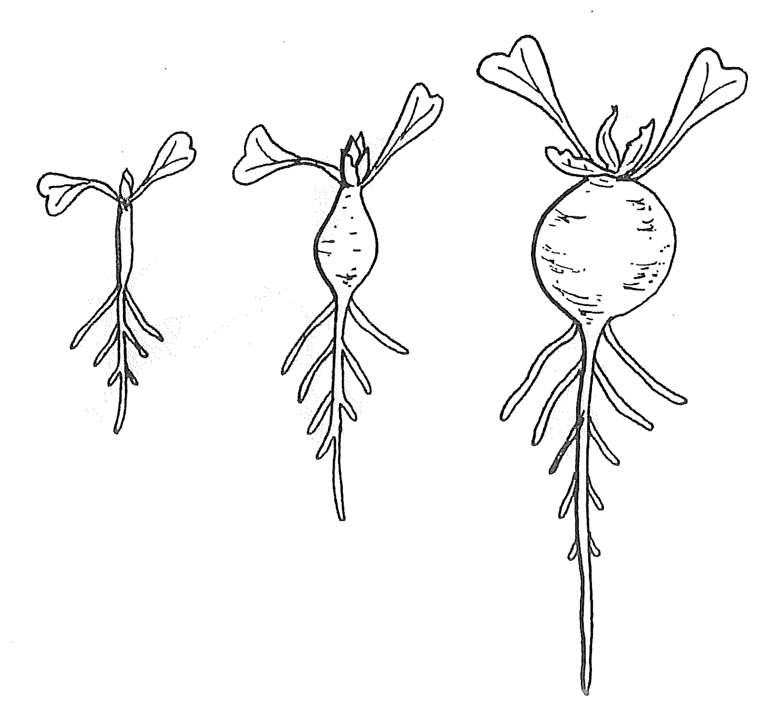


Figura 152. Engrosamiento del hipocótilo en rabanito (*Raphanus sativus*).

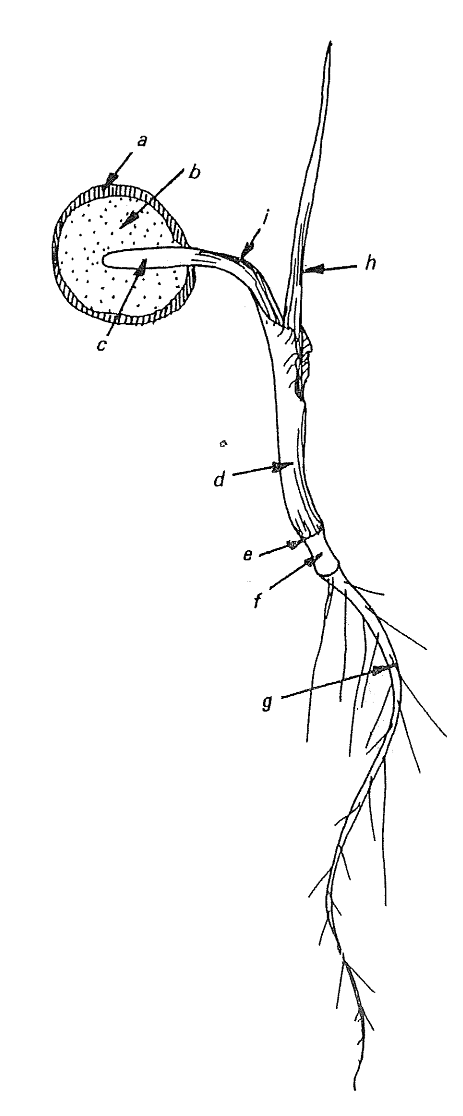


Figura 153. Plántula de monocotiledónea (*Yucca*). Referencias: *a*, episperma; *b*, en endosperma; *c*, porción haustorial del cotiledón; *d*, vaina del cotiledón; *e*, nudo cotiledonar; *f*, hipocótilo; *g*, raíz primaria; *h*, primera hoja juvenil; *i*, rodilla del cotiledón.

asoma cerca de la región micropilar. Parte del cotiledón permanece en contacto con el endosperma cumpliendo funciones haustoriales, es decir, solubilizando las reservas y traslocándolas por el cuerpo del cotiledón hasta las regiones en crecimiento. El geotropismo positivo del cotiledón hace que éste se incurve dirigiendo la raíz primaria hacia la tierra, formándose así la *rodilla del cotiledón*. El hipocótilo suele ser muy breve y la plúmula, envuelta por la base hueca del cotiledón, está formada por un cono meristemático con sus primordios foliares. La primera hoja verdadera crece por dentro del hueco que forma la vaina de la hoja cotiledonar y asoma al exterior por una abertura lateral que se halla, aproximadamente, en la región donde termina la vaina (base foliar modificada) del cotiledón. Hasta este momento la plántula se nutre a expensas de las reservas acumuladas en la semilla, pero una vez que asoman a la luz las primeras hojas verdaderas, el proceso fotosintético se encarga del abastecimiento de nutrientes.

En la gran mayoría de las *monocotiledóneas*, la raíz primaria tiene una vida más o menos breve y es reemplazada en sus funciones por raíces adventicias que nacen del tallo.

Embrión y plántula de gramíneas

El embrión de las *gramíneas* presenta una gran complicación y se han propuesto varias teorías para explicar las homologías de sus respectivas partes con las de otros embriones de *monocotiledóneas*.

En el corte longitudinal de un grano de trigo (*Triticum*), el embrión se presenta ocupando el tercio inferior (fig. 149 *A*) y está formado por un *escutelo* masivo, que constituye parte del único cotiledón, y que se halla adosado al endosperma. Durante la germinación la superficie del escutelo, que está contra el endosperma, produce enzimas que solubilizan las sustancias de reserva, actuando entonces como un órgano haustorial.

La raíz embrionaria está protegida por una estructura a modo de capuchón (la *coleorriza*), que se desgarra durante la germinación. La plúmula también se halla protegida por otra envoltura, el *coleóptilo*, formada por parte del cotiledón, según la interpretación que se dará más adelante. El talluelo es muy corto y, en muchas *gramíneas* (trigo: *Triticum*; arroz: *Oryza sativa*, etcétera), se observa una escamita dispuesta del lado contrario al escutelo y que se llama *epiblasto*. La interpretación del epiblasto es dudosa y algunos autores creen que podría tratarse de un segundo cotiledón rudimentario. En el embrión de maíz (*Zea mays*) ya pueden observarse los rudimentos de las dos primeras raíces adventicias.

Cuando el grano de maíz germina (fig. 154) se observa una porción, aparentemente caulinar, entre el escutelo y el lugar de inserción del coleóptilo. Esta región, llamada *mesocótilo*, puede alargarse considerablemente (hasta más de 30 cm en algunas variedades) y tiene como función llevar la plúmula hasta la superficie del suelo, aún cuando la semilla se halle a bastante profundidad.

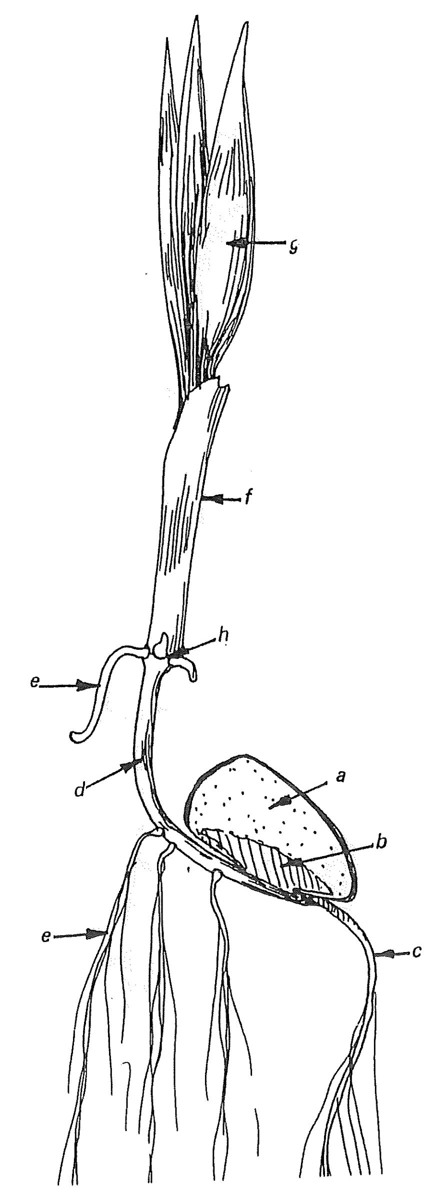


Figura 154. Plántula de gramíneas (maíz: *Zea mays*). Referencias: *a*, cariopse; *b*, escutelo; *c*, raíz primaria; *d*, mesocótilo; *e*, raíces adventicias; *f*, coleóptilo; *g*, primeras hojas; *h*, nudo cotiledonar.

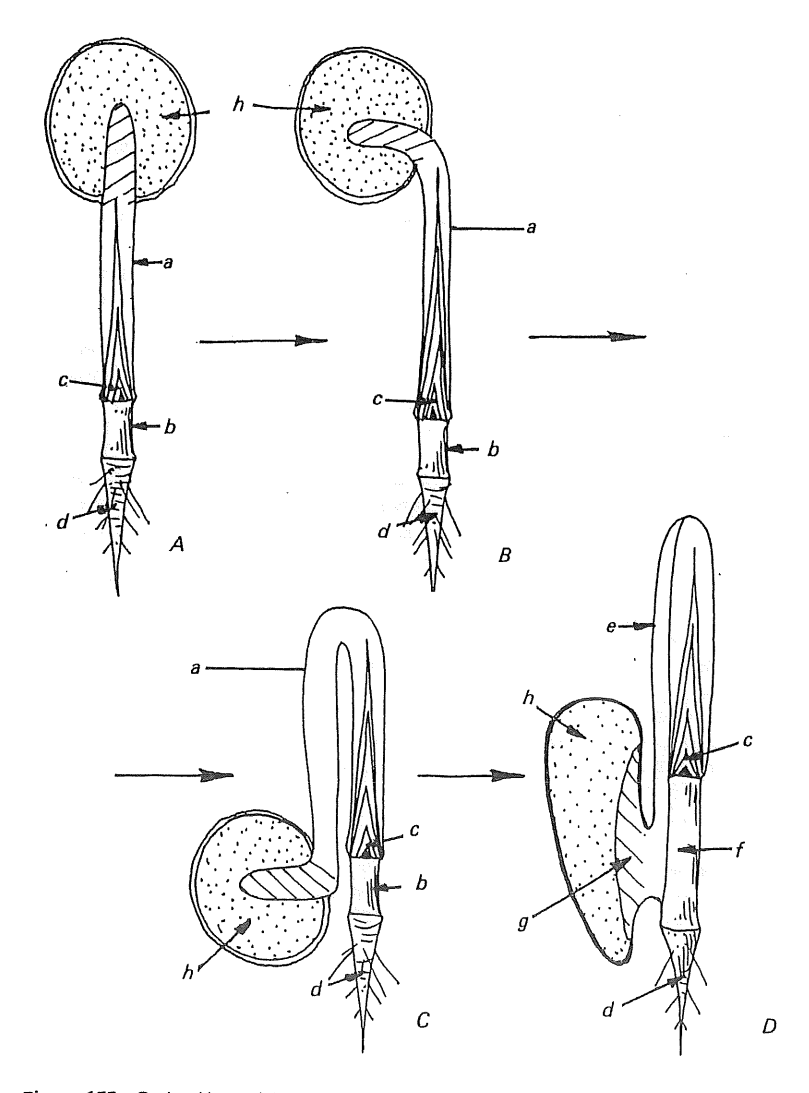


Figura 155. Derivación teórica de la plántula de gramíneas (D) a partir de las de monocotiledóneas no gramíneas (*A, B, C*) (Ver el texto). Referencias: *a*, cotiledón; *b*, hipocótilo; *c*, plúmula; *d*, raíz primaria; *e*, coleóptilo; *f*, mesocótilo (producido por la unión del hipocótilo con parte de la lámina cotiledonar); *g*, escutelo (porción distal de la lámina cotiledonar); *h*, endosperma.

Esta característica muy importante del mesocótilo hace que, desde tiempos muy antiguos, algunos aborígenes americanos sembraran el maíz muy profundamente para aprovechar la humedad de los horizontes inferiores del suelo, ya que las capas superficiales se secaban con facilidad en los climas semiáridos. Este tipo de siembras permitía la supervivencia de las plántulas y la obtención de cosechas en regiones muy marginales.

Una de las interpretaciones sobre las homologías de las diferentes partes del embrión de una *gramínea* con respecto al de otras *monocotiledóneas* se esquematiza en la figura 155. El cotiledón, inserto en el nudo cotiledonar, se incurva y parte de su lámina se suelda con la vaina constituyendo el coleóptilo, que envuelve y protege a la plúmula. Una porción de la lámina cotiledonar se suelda con el hipocótilo para constituir un órgano mixto, el *mesocótilo*, que estaría formado por una porción caulinar unida a otra foliar. El extremo distal de la hoja cotiledonar queda libre y se dilata para constituir el escutelo.

Esta interpretación se basa en ejemplos de casos intermedios hallados en otras plantas (achiras: *Canna; Tradescantia; Crocus; Smilax*, etcétera). En algunas *ciperáceas* (*Carex; Cyperus*), familia afín a las *gramíneas*, también puede observarse un mesocótilo bien desarrollado.

Según una nueva interpretación[1], el *escutelo* corresponde a la lámina del cotiledón y el *coleóptilo* sería la lígula de ese cotiledón. En los embriones que tienen *epiblasto*, este órgano puede considerarse como la vaina cotiledonar. La *coleorriza* se interpreta como la verdadera raíz embrional y la raicilla que la atraviesa sería la primera raíz adventicia.

Cuando la germinación progresa y la plúmula alcanza el nivel del suelo, el coleóptilo se abre longitudinalmente para dar paso a las hojitas juveniles que pueden comenzar a hacer fotosíntesis.

Más tarde se advierten raíces adventicias en el mesocótilo y luego comienzan a aparecer otras a la altura del nudo cotiledonar. Finalmente, se producirán nuevas raíces adventicias en los nudos cercanos a la base del tallo.

Bibliografía adicional sugerida

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. I. Cells and Tissues. E. Arnold. G. Bretaña, pp. 264-271.

Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw Hill, Tokio, pp. 369-376.

Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega, Barcelona, pp. 609-624.

——— (1960): Anatomy of Seed Plants. J. Wiley. N. York, pp. 326-335.

——— (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, pp. 423-464.

[1] A E. Cocucci y M. E. Astegiano: "Interpretación del embrión de las *poáceas*". *Kurtziana*. 11 : 41-54. Córdoba, junio, 1978.

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2ª ed., Labor. Barcelona – Buenos Aires, pp. 323-327.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5ª ed., Marín. Barcelona – Buenos Aires, pp. 500-505.

APENDICE I

NOCIONES DE NOMENCLATURA Y DE TAXONOMIA

A lo largo de este texto se mencionaron numerosas plantas con su nombre vulgar, cuando éste es de uso común, seguido por un nombre científico. Considerando que es probable que el lector de un curso elemental de la ciencia de las plantas no conozca los principios básicos de la taxonomía y nomenclaturas botánicas, es necesario aclarar algunos conceptos y presentar un cuadro sumamente breve del ordenamiento de los principales grupos taxonómicos entre las fanerógamas.

En la mayoría de los casos, el uso de un nombre vulgar sólo tiene cierto valor local y puede inducir a confusión, porque muchas plantas distintas tienen iguales nombres vulgares. También puede ocurrir que se apliquen varios nombres vulgares a una misma especie botánica y se da el caso muy común de muchas especies que carecen de nombre vulgar.

En el lenguaje universal que se usa para nombrar a todos los seres vivos, animales y vegetales, se emplea desde tiempos muy antiguos la *nomenclatura binaria*, fijada definitivamente por Linné cuando publicó su *Species Plantarum* en 1753. Esta nomenclatura emplea dos términos latinos para designar a los distintos organismos. El primero, que siempre se escribe con mayúscula, indica el *género* (por ej.: *Populus*) y el segundo, escrito con minúscula y precedido indispensablemente por el primero, designa el *nombre específico* (por ej.: *Populus alba*). En lenguaje vulgar, esta planta también se nombra siguiendo una nomenclatura binaria: *álamo blanco*. La palabra "álamo" indica el género al cual pertenecen todos los álamos. La palabra "blanco" señala al nombre específico.

Aunque resulta muy difícil dar una definición de *especie* que resulte sencilla y contemple todas las posibilidades de variabilidad que pueda abarcar, puede decirse que *una especie está constituida por un conjunto de individuos semejantes y que, al unirse sexualmente entre sí, producen descendencia fértil y parecida a sus progenitores.*

De acuerdo con su grado de afinidad, las plantas se reúnen, como se ha dicho, en *géneros*. Así el duraznero, el almendro, el cerezo, el damasco, pertenecen todos al género *Prunus*. Los géneros afines se reúnen a su vez en *familias*. El duraznero, el rosal, la frutilla, pertenecen a la familia de las *rosáceas* (en latín *Rosaceae*). El nombre de la familia se toma por lo general de un *género tipo*: de *Rosa* deriva *Rosaceae*; de *Magnolia*, *Magnoliaceae*, etcétera y casi siempre, con el sufijo *aceae* (*áceas*, cuando se castellaniza).

Hacen excepción algunas familias cuyo nombre no lleva el sufijo "áceas" (gramíneas, palmeras, labiadas, compuestas, leguminosas, etcétera), pero cuya designación fue consagrada por el uso. No obstante, el Código de Nomenclatura propone la uniformidad de la regla basada en el género tipo.

Las familias se agrupan a su vez en conjuntos de jerarquía superior: los *órdenes*. Por ejemplo: distintas familias afines, como las *rosáceas, leguminosas, platanáceas*, etcétera, se reúnen en el orden *rosales*. Los órdenes se designan, por lo general, con un nombre derivado de un género o familia y seguido por el sufijo *ales*.

El orden de las *rosales*, junto con numerosos otros, pertenece a la *clase* de las *dicotiledóneas* (en latín: *Dicotyledoneae*) y a la *división* de las *espermatófitas* (en latín: *Spermatophyta*) y todas se incluyen en el *Reino Vegetal*.

Resumiendo, los distintos *taxones* se ordenan jerárquicamente de la siguiente manera: *Reino, División, Clase, Orden, Familia, Género* y *Especie*. No se consideran aquí las subdivisiones que existen en cada uno de estos taxones.

Todos los nombres de los distintos taxones se escriben en latín y con mayúscula, con excepción, como se ha dicho, del epíteto específico. Sin embargo, y para simplificar, en este texto los nombres de los distintos taxones, salvo los genéricos y específicos, se han castellanizado y escrito, por lo tanto, con minúscula.

A continuación se presenta un cuadro muy resumido del reino vegetal, mencionando para cada taxón importante un solo nombre, a modo de ejemplo.

Las *Divisiones* del reino vegetal incluyen principalmente a los *ultramicrobios* (virus), las *esquizófitas* (bacterias), las *talófitas* (algas, hongos y líquenes), las *briófitas* (musgos y hepáticas), las *pteridófitas* (helechos) y las *espermatófitas* o *fanerógamas* (plantas con flores y semillas).

En este último grupo, se distinguen dos *subdivisiones*: las *gimnospermas* (plantas con óvulos desnudos y fecundación simple) y las *angiospermas* (plantas con los óvulos encerrados en un ovario y con doble fecundación).

En la subdivisión de las *gimnospermas* los órdenes y familias más importantes, con un ejemplo de cada una son:

Orden	Familia	Género y especie	Nombre vulgar
Cicadales	Cicadáceas	*Cycas revoluta*	Cica
Ginkgoales	Ginkgoáceas	*Ginkgo biloba*	Arbol de oro
Coníferas	Araucariáceas	*Araucaria*	Araucaria
	Cupresáceas	*Cupressus*	Cipreses
	Pináceas	*Pinus*	Pinos

En la subdivisión *angiospermas* se distinguen las *clase monocotiledóneas* y *dicotiledóneas*.

Entre las *monocotiledóneas*, los órdenes, familias y ejemplos más conocidos son:

Orden	Familia	Género y especie	Nombre vulgar
Pandanales	Tifáceas	*Typha*	Totoras
Glumiflorales	Gramíneas	*Triticum aestivum*	Trigo para pan
	Ciperáceas	*Cyperus rotundus*	Cebollín
Principales	Palmeras	*Cocos nucifera*	Cocotero
Espatiflorales	Aráceas	*Zantedeschia aethiopica*	Cala
Farinosales	Pontederiáceas	*Eichhornia*	Camalotes
	Bromeliáceas	*Ananas comosus*	Ananás
Liliflorales	Liliáceas	*Allium cepa*	Cebolla
	Amarilidáceas	*Agave americana*	Pita
	Iridáceas	*Gladiolus communis*	Gladiolo
Escitaminales	Musáceas	*Musa paradisiaca*	Banano
	Cannáceas	*Canna*	Achiras
Microspermales	Orquídeas	*Cattleya*	Orquídea

Entre las *dicotiledóneas* se distinguen dos subclases: las *dialipétalas* o arquiclamídeas y las *gamopétalas* o metaclamídeas.

Entre las *dialipétalas*, los órdenes, familias y ejemplos importantes o más conocidos son:

Orden	Familia	Género y especie	Nombre vulgar
Verticilales	Casuarináceas	*Casuarina*	Casuarinas
Salicales	Salicáceas	*Salix*	Sauces
Juglandales	Juglandáceas	*Juglans regia*	Nogal
Fagales	Fagáceas	*Quercus robur*	Roble
	Betuláceas	*Corylus avellana*	Avellano
Urticales	Ulmáceas	*Ulmus*	Olmos
	Moráceas	*Ficus carica*	Higuera
Poligonales	Poligonáceas	*Rumex crispus*	Lengua de vaca
Centrospermales	Quenopodiáceas	*Beta vulgaris* var. *cicla*	Acelga
	Amarantáceas	*Amaranthus quitensis*	Yuyo colorado
	Fitolacáceas	*Phytolacca dioica*	Ombú
	Cariofiláceas	*Dianthus caryophyllus*	Clavel
Ranales	Ninfeáceas	*Victoria cruziana*	Irupé
	Ranunculáceas	*Ranunculus asiaticus*	Marimoña
	Magnoliáceas	*Magnolia grandiflora*	Magnolia
	Lauráceas	*Laurus nobilis*	Laurel
Papaverales	Crucíferas	*Brassica oleracea*	Repollo
	Papaveráceas	*Papaver somniferum*	Amapola
Rosales	Rosáceas	*Prunus persica*	Duraznero
	Leguminosas	*Phaseolus vulgaris*	Poroto
	Platanáceas	*Platanus acerifolia*	Plátano
Geraniales	Lináceas	*Linum usitatissimum*	Lino
	Rutáceas	*Citrus sinensis*	Naranjo
	Meliáceas	*Melia azedarach*	Paraíso
	Euforbiáceas	*Ricinis communis*	Ricino
Sapindales	Anacardiáceas	*Schinopsis*	Quebrachos
	Aquifoliáceas	*Ilex paraguariensis*	Yerba mate
	Aceráceas	*Acer negundo*	Arce

Orden	*Familia*	*Género y especie*	*Nombre vulgar*
Ramnales	Vitáceas	*Vitis vinifera*	Vid
Malvales	Tiliáceas	*Tilia*	Tilos
	Malváceas	*Gossypium hirsutum*	Algodonero
	Bombacáceas	*Chorisia speciosa*	Palo borracho
Parietales	Teáceas	*Camellia japonica*	Camelia
	Violáceas	*Viola odorata*	Violeta
	Pasifloráceas	*Passiflora coerulea*	Mburucuyá
	Begoniáceas	*Begonia*	Begonias
Opunciales	Cactáceas	*Cereus*	Cardones
Mirtiflorales	Punicáceas	*Punica granatum*	Granado
	Mirtáceas	*Eucalyptus*	Eucaliptos
	Enoteráceas	*Fuchsia*	Aljabas
Umbeliflorales	Umbelíferas	*Daucus carota*	Zanahoria
	Araliáceas	*Hedera helix*	Hiedra

Entre la subclase de las *gamopétalas* pueden darse los siguientes ejemplos:

Orden	*Familia*	*Género y especie*	*Nombre vulgar*
Ericales	Ericáceas	*Rhododendron*	Azaleas
Primulales	Primuláceas	*Primula*	Primaveras
Ebenales	Ebenáceas	*Diospyros kaki*	Caqui
Contortales	Oleáceas	*Olea europaea*	Olivo
	Apocináceas	*Nerium oleander*	Laurel rosa
Tubiflorales	Convolvuláceas	*Ipomoea batatas*	Batata
	Verbenáceas	*Lantana camara*	Lantana
	Labiadas	*Ocimum basilicum*	Albahaca
	Solanáceas	*Solanum tuberosum*	Papa
	Escrofulariáceas	*Antirrhinum majus*	Conejito
	Bignoniáceas	*Jacaranda mimosifolia*	Jacarandá
Rubiales	Rubiáceas	*Gardenia augusta*	Jazmín del Cabo
	Caprifoliáceas	*Lonicera japonica*	Madreselva
Cucurbitales	Cucurbitáceas	*Cucurbita maxima*	Zapallo criollo
Campanulales	Campanuláceas	*Campanula*	Campanillas
	Compuestas	*Helianthus annuus*	Girasol

APENDICE II

SIGNOS CONVENCIONALES DE METCALFE Y CHALK

Para la representación de diferentes tejidos en los esquemas de estructuras anatómicas se han empleado los signos convencionales propuestos por C. R. Metcalfe y L. Chalk[1] y que son los siguientes:

- ESCLERENQUIMA
- COLENQUIMA
- CLORENQUIMA
- FLOEMA
- XILEMA
- PARENQUIMA
- SUBER
- RADIOS

[1] C. R. Metcalfe y L. Chalk (1957): *Anatomy of the Dicotiledons* (2 vols.). Clarendon Press. Oxford.

APENDICE III

DIAGRAMA FLORAL Y FORMULA FLORAL

La morfología de las flores puede representarse de manera esquemática mediante la *fórmula floral*, que emplea símbolos, iniciales y subíndices para representar a los antofilos y sus caracteres, o por el *diagrama floral*, consistente en la proyección ortogonal de cortes transversales de los capullos. Ambos arbitrios, frecuentemente usados en botánica sistemática, permiten apreciar de un vistazo los rasgos principales de las flores. Es posible llegar a representar por estos medios un gran número de características florales, pero debe tenerse en cuenta que las fórmulas y diagramas son principalmente útiles para ayudar a recordar caracteres generales y que, cuando tienen demasiados detalles, su valor mnemotécnico puede ser discutible.

En las *fórmulas florales* se indican las características de simetría mediante diferentes símbolos: se usa una X o un asterisco para las flores actinomorfas y ÷ o ↓ para las zigomorfas. La estructura floral cíclica se representa con $\odot$ y la espiralada con 6 . Para los distintos verticilos se usan iniciales mayúsculas: K: cáliz; C: corola; P: perigonio; A: androceo; G: gineceo. El número de piezas se indica con subíndices. Cuando el número de piezas en un verticilo pasa de 20 se usa el símbolo ∞, que significa *numerosos*, ¡no *infinitos*! La soldadura de piezas se señala con paréntesis. La posición del ovario, mediante una barra de relación con la letra G (ver ejemplos). A veces suele indicarse el número de cavidades ováricas (lóculos), el número de óvulos y la placentación.

Ejemplos

La *fórmula floral* del tomate (*Lycopersicum esculentum*) será:

$$X \odot \; K_{(5)}[C_{(5)}A_5] \; \underline{G} \; (2)^{2}_{\infty \; a}$$

es decir: flor actinomorfa; cíclica; cáliz gamosépalo con 5 sépalos; corola gamopétala con 5 pétalos; androceo formado por 5 estambres unidos a la corola (por eso se usan los corchetes); gineceo con ovario súpero, bicarpelar, gamocarpelar, bilocular, con numerosos óvulos y placentación axial.

Del mismo modo, la flor de un lirio (*Iris*) será:

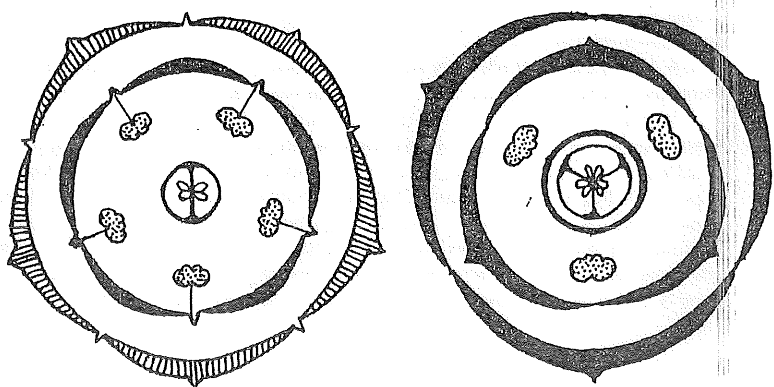
$$X \odot \; P_c\, 3 + 3 \; A_3 \overline{G} \; (3)^{3}_{\infty \; a}$$

ya que es actinomorfa; cíclica; con perigonio corolino (si fuese calicoide, verdoso, se pondría P_k) formado por dos verticilos trímeros consecutivos; androceo con 3 estambres y gineceo con ovario ínfero, tricarpelar, gamocarpelar, trilocular, con numerosos óvulos y placentación axial.

Se recomienda practicar la elaboración de fórmulas florales con especies que se tengan a mano, cotejando luego el resultado con las fórmulas dadas en los tratados de sistemática para la familia a que pertenezcan. El principiante no debe desanimarse por algún resultado contradictorio debido a la posibilidad de encontrar una flor aberrante (monstruosa), una excepción a la regla, falla en la observación, etcétera.

En los *diagramas florales* se representan, por lo menos, la simetría y la disposición cíclica o espiralada y las relaciones mutuas entre las piezas de un verticilo o entre las de verticilos diferentes. Las piezas del cáliz se representan rayadas y las de la corola en negro. Los estambres, imitando el corte transversal de una antera. Las piezas abortadas se suelen representar con líneas de puntos o mediante pequeñas cruces. La unión entre antofilos mediante barras o líneas que los unen. El ovario ínfero se puede esquematizar encerrándolo en una circunferencia de trazo grueso (ver ejemplo).

Los *diagramas florales* correspondientes a las dos especies cuyas fórmulas florales se dieron anteriormente serán:



Lycopersicum esculentum *Gladiolus* spp.

Según puede observarse, el *diagrama floral* destaca la alternancia de las piezas de dos verticilos consecutivos, la unión de antofilos, etcétera, de modo más notable que la *fórmula floral*. Por ello es aconsejable que ambas representaciones vayan juntas, ya que entonces aumenta la cantidad de información disponible.

Consúltese: Strasburger, E. (1960) p. 490-491 y los *diagramas* y *fórmulas florales* que se hallan entre las págs. 518 y 595.

Font Quer, P. (1953) Dicc. de Botánica. págs. 322 y 492.

Eichler, A. W. (1954) Blüthendiagramme (2 vols.) O. Koeltz.

BIBLIOGRAFIA GENERAL

Bonner, J. y J. E. Varner (1976): Plant Biochemistry. 3° ed., Academic Press. N. York. 925 páginas.

Clowes, F. A. L. y B. E. Juniper (1968): Plant cells. Botanical Monographs. Vol. 8. Blackwell Sc. Pub. Oxford. 546 páginas.

Cocucci, A. E. y A. T. Hunziker (1976): Los ciclos biológicos en el reino vegetal. Acad. Nac. de Ciencias. Córdoba. 102 págs. (Apartado de la Rev. de la Univ. Nac. de Córdoba; 2a. serie; año XIV, Nros. 1-5, 1973-74-75.)

Cutter, E. G. (1969): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. I: Cells and tissues. E. Arnold. G. Bretaña, 168 páginas.

Cutter, E. G. (1971): Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. II: Organs. E. Arnold. G. Bretaña, 343 páginas.

De Robertis, E. D. P., F. A. Saez y E. M. F. De Robertis (1977): Biología celular. 9° ed., El Ateneo, Buenos Aires, 528 páginas.

Eames, A. J. y L. H. MacDaniels (1953): An introduction to plant anatomy. 2° ed., McGraw Hill. Tokio, 427 páginas.

Esau, K. (1959): Anatomía vegetal. Omega. Barcelona, 729 páginas.

Esau, K. (1960): Anatomy of seed plants. J. Wiley. N. York, 376 páginas.

Esau, K. (1982): Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

Firket, H. (1965): La célula viva. EUDEBA, Buenos Aires, 128 páginas.

Gola, G., G. Negri y C. Cappelletti (1959): Tratado de botánica. 2° ed., Labor. Barcelona-Buenos Aires, 1160 páginas.

John, B. y K. R. Lewis (1973): The meiotic mechanism. Oxford University Press. G. Bretaña, 32 páginas.

Knuth, P. (1906-1909): Handbook of flower pollination (Trad. por R. A. Davis). Oxford, 3 volúmenes.

Maheshwari, P. (1959): An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw Hill, N. York, 453 páginas.

Meeuse, B. J. D. (1961): The story of pollination. The Ronald Press. N. York, 243 páginas.

Nultsch, W. (1966): Botánica General. Ed. Norma. Cali, Colombia, 438 páginas.

Parodi, L. R. (1958): Gramíneas Bonaerenses. ACME. Buenos Aires, 142 páginas.

Parodi, L. R. (1959): Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Vol. I. ACME. Buenos Aires, 931 páginas.
Percival, M. S. (1965): Floral biology. Pergamon Press. G. Bretaña.
Pilet, P. E. (1968): La cellule: structure et fonctions. 3° ed., Masson et Cie. París, 406 páginas.
Rutishauser, A. (1982): Introducción a la embriología y biología de la reproducción de las angiospermas. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
Stace, C. A. (1963): A guide to subcellular botany. Longmans. Londres, 148 páginas.
Steele, C. C. (1949): An introduction to plant biochemistry. Bell and Sons. Londres, 346 páginas.
Strasburger, E. (1965): Tratado de botánica. 5° ed., Marín. Barcelona-Buenos Aires, 651 páginas.
Swanson, C. P. (1965): La célula. Manuales UTEHA. Méjico, 196 páginas.
Villee, C. A. (1965): Biología. EUDEBA. Buenos Aires, 719 páginas.

INDICE ALFABETICO

B

C

F

G

LL

M

N

O

P

S

T

U

V

X

Y

Z

Esta edición se terminó de imprimir en
Setiembre de 2005, en Gráfica Laf s.r.l.,
Espinosa 2827- (C1416CFI) Cap. Fed.